Die gondwanischen Aeshniden Australiens (Odonata: Telephlebiidae und Brachytronidae)

G. PETERS & G. THEISCHINGER

Abstract: Studying the relationships of the genus *Dendroaeschna* TILLYARD led to a phylogenetic analysis of the genus *Austroaeschna* SELYS, the family Telephlebiidae COCKERELL and the clade Euaeshnida BECHLY. Autapomorphies and synapomorphies are listed sequentially for each taxa involved, details are discussed and illustrated in three phylograms. The taxa *Pulchaeschna* subgen. nov. (type species: *Austroaeschna unicornis pulchra* TILLYARD) and Notoaeschnini trib. nov. (type genus: *Notoaeschna* TILLYARD) are formally established. Australian „brachytronine aeshnids" (Panbrachytronoda tax. nov.: Telephlebiidae s. nov. and *Dendroaeschna* TILLYARD) are characterized in terms of their chorology and ecology. Numerous photographs of live dragonflies and prepared specimens document the diversity of morphology and coloration found among these insects.

Key words: Euaeshnida, Telephlebiidae, *Austroaeschna*, phylogeny; *Pulchaeschna* subgen. nov., Notoaeschnini trib. nov.

Inhalt

1. Einführung

Zum Thema „Diversität und Verbreitung" schrieben M.J. TYLER, G.F. WATSON & A.A. MARTIN in „Ecological Biogeography of Australia" (1981): „The sciences of biogeography and ecology depend to a great deal upon the existence of an accurate and stable taxonomic foundation. For any broad conclusion to be maintained it is also desirable that a large proportion of the taxa comprising the fauna be known and named." Über die australischen Libellen, die in diesem Beitrag vorgestellt werden sollen, gibt es umfassende Information von allen Arten in morphologischer, ökologisch-bionomischer und chorologischer Hinsicht. Demgegenüber aber existiert bis dato keine „stable taxonomic foundation" im Sinne einer kritikfähigen Hypothese über ihre phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen.

Dieser Widerspruch hat zwei Ursachen. Zum einen gehören die Libellen in Australien wie auch in anderen Weltgegenden zu den seit Jahrzehnten intensiv erforschten Insektengruppen, die zudem die Vorteile einer in jeder Regionalfauna überschaubaren Artenzahl und relativ guter visueller und kollektorischer Zugänglichkeit bieten. Zum anderen hat die Beschränkung auf die konventionelle taxonomische Vergleichsmethode nach dem Muster „je ähnlicher, desto enger verwandt", die im systematischen procedere nicht mehr sein kann als eine „0" – oder Ausgangshypothese, die Vorstellungen über das System der Odonata und ihrer Teiltaxa bis in das vergangene Jahrzehnt hinein dominiert. Innerhalb der Familie Aeshnidae unterschied man die Un-

Denisia **20**,
zugleich Kataloge der oberösterreichischen Landesmuseen
Neue Serie **66** (2007): 517-574

terfamilie der „höheren" Aeshninae von der „primitiveren" der Brachytroninae, letztere wiederum untergliedert in die „more advanced" Brachytronini und die „less advanced" Gomphaeschnini (DAVIES & TOBIN 1985). Aus den Unzulänglichkeiten dieses typologischen Systementwurfes resultieren fast alle Schwierigkeiten, die „Brachytroninae" Australiens für die zoogeographische Geschichte des Kontinents nutzbar zu machen. Obwohl das Verbreitungsmuster der Gruppe auf eine gondwanische Vergangenheit hinzudeuten scheint (als „southern group"), könnten andererseits südostasiatische Gattungen (*Cephalaeschna* SELYS und andere) ihre möglichen, wenn auch „remotely related" Verwandten sein (LIEFTINCK 1954, J.A.L. WATSON 1981).

An diesem systematisch-zoogeographischen Rätsel entzündete sich unser Interesse an der Systematik und Phylogenese der australischen Brachytroninae. Die vom Juniorautor dieses Beitrages bereits geleistete taxonomische und feldbiologische Vorarbeit (s. THEISCHINGER im Literaturverzeichnis) galt uns als solide Ausgangsbasis zur Lösung des angezeigten Konfliktes. Wir wollen also versuchen, die Frage zu beantworten, ob und inwieweit die australischen brachytroninen Libellen eine geschlossene Abstammungsgemeinschaft sind oder ob es außerhalb des Kontinents Taxa gibt, die mit einer oder mehreren der australischen Arten enger verwandt sind als diese untereinander. Dazu sei noch angemerkt, dass die „Brachytrininae" des herkömmlichen Systems nicht nur in Australien vertreten sind, sondern auch in Süd- und Nordamerika, in der Westpaläarktis und in der Orientalis vorkommen. Sie fehlen in Afrika und auf Madagaskar, in Indien außerhalb des Himalaja und auch von Sumatra bis Neuguinea sowie auf Neukaledonien und in Neuseeland.

Theoretische Grundlagen unserer Untersuchung sind die Phylogenetische Systematik (HENNIG 1950, AX 1984, SUDHAUS & REHFELD 1992, WÄGELE 2000) und das Evolutionäre Artkonzept (WILEY 1978, TEMPLETON 1989, PATERSON 1993, MAYDEN 1997, PETERS 1998). Der phylogenetisch-systematischen Analyse (Kap. 3) ist ein vor allem für den Nichtspezialisten gedachtes „Inventarverzeichnis" mit Kurzcharakteristika der zu diskutierenden Taxa vorangestellt (Kap. 2). Es reproduziert die derzeit noch gebräuchlichen taxonomischen Einstufungen der Arten und Artengruppen einschließlich der unerlässlichen nomenklatorischen Details. Dem Phylogenie-Kapitel (Kap. 3) folgen zwei Abschnitte, die die behandelten Libellenarten als lebendige Fortpflanzungsgemeinschaften und ihre aktuellen Existenzverhältnisse verständlich machen sollen: Die Areale, ihre Orientierungen und Dimensionen nebst Verbreitungsmustern, Ausbreitungs- und Schrumpfungserscheinungen (Kap. 4) sowie die Qualitäten der Lebensweise und die ökologischen Existenzparameter wie Einnischung, Larvalhabitate, Spezialisierungen, Konkurrenz etc. (Kap. 5). Wir meinen, dass Informationen aus chorologischen, eidonomischen und ökologischen Erhebungen für die Interpretation systematisch-phylogenetischer und zoogeographischer Hypothesen wertvoll sind. In der abschließenden „Diskussion" (Kap. 6) soll vor allem erörtert werden, wie sich unsere Hypothesen und Befunde in das Gesamtbild der Aeshniden-Systematik und das der historischen Zoogeographie Australiens einordnen lassen.

2. Kurze Charakterisierung der Gattungen der australischen „Brachytroninae"

In die Aeshniden-Unterfamilie Brachytroninae wurden von DAVIES & TOBIN (1985) alle Gattungen gestellt, die nicht zu den Aeshninae gehören sollen, da ihre mediane Flügellängsader (MA) nicht zur Gabelbildung neigt und weil die Schaltadern Mediansupplement (Mspl) und Radialsupplement (Rspl) mit wenigen Ausnahmen nicht bogig nach hinten (sigmoid) ausgebeult sind (Abb. 1). Die Brachytroninae selbst wurden wiederum in zwei Teilgruppen (Tribus) untergliedert, die Brachytronini und die Gomphaeschnini. Erstere haben (wie die Aeshninae) eine Interradius-Gabel (IR2-Gabel), letztere angeblich keine. Inzwischen hat sich im Ergebnis phylogenetischer und kladistischer Untersuchungen herausgestellt, dass unter den herkömmlichen Gomphaeschnini ein hochrangiges monphyletisches Taxon „versteckt" ist, das sehr wahrscheinlich die Schwestergruppe aller übrigen Aeshnidae darstellt, nämlich das der Gomphaeschnidae (BECHLY 1996, LOHMANN 1996, VON ELLENRIEDER 2002). Von den „außerhalb" dieser Gomphaeschnidae noch verbliebenen Gomphaeschnini alter Lesart existieren in Australien zwei Gattungen: *Antipodophlebia* FRASER und *Telephlebia* TILLYARD. Alle übrigen australischen brachytroninen Libellen sollen zu den Brachytronini (Flügel mit IR2-Gabel, jedoch ohne „ausgebeulte" Rspl und Mspl) gehören, verteilt auf sechs Gattungen: *Acanthaeschna* SELYS, *Austroaeschna* SELYS, *Austrophlebia* TILLYARD, *Dendroaeschna* TILLYARD, *Notoaeschna* TILLYARD und *Spinaeschna* THEISCHINGER. Die bisherige Annahme, dass zu keinem der aufgezählten acht Genera irgendwelche Arten außerhalb des Kontinents gehören, wird zu einer wissenschaftlichen Aussage erst dann, wenn nachgewiesen werden kann, dass es sich bei ihnen um monophyletische Taxa (geschlossene Abstammungsgemeinschaften) handelt. Immerhin: alle bis dato diesen acht Gattungen zugeordneten Arten sind nicht etwa auf den Kontinent Australien im ganzen verteilt, sondern kommen mit einer Ausnahme (*Austroaeschna anacantha* TILLYARD) nur in Ost-Australien vor, und zwar in den Berg-

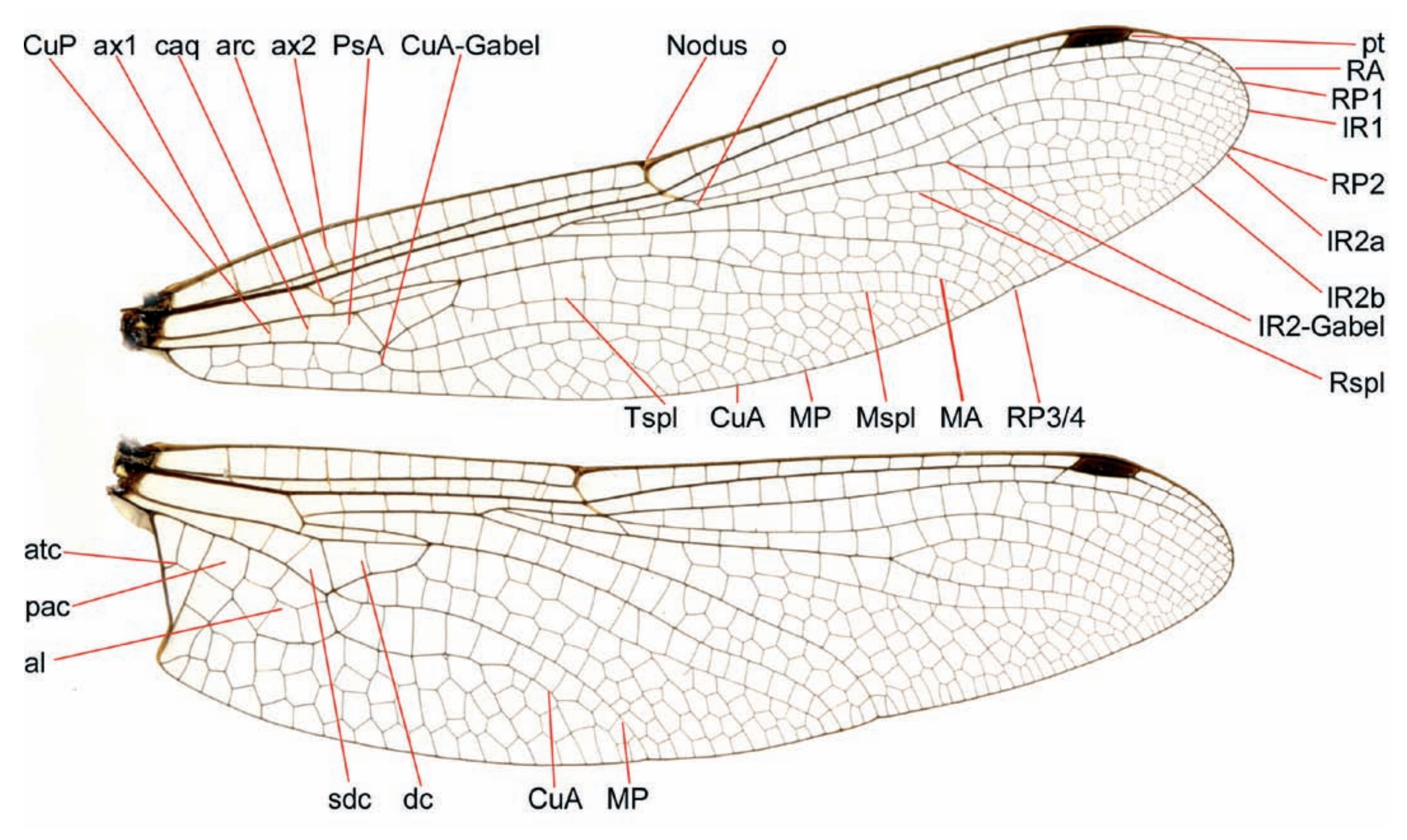


Abb. 1: Flügel von *Austroaeschna parvistigma* ♂ und die in dieser Arbeit häufig benützten Termini.

regionen des Great Dividing Range. Einige Arten markieren Areale, die bis hinab in die vorgelagerten Küstenregionen reichen oder sogar auf diese beschränkt sind.

Gomphaeschnini sensu DAVIES & TOBIN, 1985

Telephlebia SELYS, 1883

Dieses australische Genus der herkömmlichen Gomphaeschnini existiert in 6 Arten (THEISCHINGER 1985). Die Imagines aller Arten sind aphantochrom gefärbt; ihre Flügel haben oft gelb- bis goldbraune Längsstreifen und/oder Flecke (Taf. 1-3). Basal- und Cubitalraum haben akzessorische Queradern, die Subcosta ist transnodal über ein bis zwei Zellen verlängert (Abb. 2), und die Analschleife ist viel tiefer als breit (Abb. 3). Ihre Stirn ist schmal und in der Mitte zugespitzt (Abb. 4). Die Larven haben wie *Antipodophlebia* einen deutlich abwärts gekrümmten Epiproct (Abb. 5) und die Anzahl der Antennenglieder ist reduziert. Ihre Haut ist körnig und dicht mit feinsten Härchen besetzt (TILLYARD 1916).

Bei den Imagines der *T. tillyardi*-Gruppe mit den Arten *T. tillyardi* CAMPION, 1916 (Taf. 2 unten), *T. tryoni* TILLYARD, 1916 (Taf. 3 oben) and *T. undia* THEISCHINGER, 1985 (Taf. 3 unten) ist in beiden Geschlechtern nicht nur das 3., sondern auch das 4. Abdominalsegment tailliert, während bei den Spezies der *T. cyclops*-Gruppe mit *T. cylops* TILLYARD, 1916 (Taf. 1 oben), *T. godeffroyi* SELYS, 1883 (Taf. 1 unten) und *T. brevicauda* TILLYARD, 1916 (Taf. 2 oben) das 4. Segment seine zylindrische Gestalt weitgehend beibehalten hat.

Die Imagines fliegen vornehmlich in der Dämmerung bis zu weitgehender Dunkelheit. Sie jagen niedrig, oft über Lichtungen, Verkehrswegen und ähnlichen Plätzen und verbergen sich tagsüber überwiegend im schattigen Gebüsch und an unbesonnten Felswänden. Die Junglarven leben in detritus-reichen Felswannen und in den Kolken von Rinnsalen und kleinen Bergbächen. Die größeren Larven (Taf. 4 oben) verbringen offenbar einen Teil ihres Daseins außerhalb des Wassers und jagen auch dort (TILLYARD 1916). Sie führen mithin eine semiaquatische Lebensweise.

Antipodophlebia FRASER, 1960

A. asthenes (TILLYARD, 1916) (Taf. 4 unten) ist die einzige Art dieser Gattung. Ihre Männchen wurden erst 60 Jahre nach der Erstbeschreibung zweier Weibchen bekannt (THEISCHINGER 1977). Sie ist die kleinste aller australischen brachytroninen Libellen (um 35 mm Flügellänge) und eine der kleinsten Aeshniden überhaupt. Obwohl generell und insbesondere in der Genitalmorphologie Ähnlichkeiten und Übereinstimmungen mit *Telephlebia* und z. T. sogar mit *Austrophlebia* bestehen (Aphantochromie, über den Nodus hinaus verlängerte

Subcosta, Queradern im Basal- und Cubitalfeld der Flügel (Abb. 6)), hat *Antipodophlebia* ausgeprägte eigene „Schlüsselmerkmale", wie z. B. eine breite bogig gerundete Stirn, ein relativ grobmaschiges Geäder (Taf. 4 unten), ein sehr kurzes Pterostigma und stark verkürzte Appendices superiores der Männchen, so dass ihre generische Sonderung gegenüber *Telephlebia*, zu der sie urprünglich gestellt wurde, durchaus verständlich erscheint.

Die Imagines fliegen „erst nach Einbruch der Dämmerung auf kleinen Waldblößen entlang von Bergquellen" in „schießendem Flug" dicht über dem Boden, „eher wie Bremsen (Tabanidae) als wie Libellen erscheinend" (THEISCHINGER 1978). Ihre Flugzeit fällt in den australischen Frühling und Frühsommer. Die Larven leben in ihren letzten Stadien außerhalb des Wassers an feuchten Plätzen unter Holz- und Rindenstücken an dicht bewaldeten Schluchthängen (WATSON & THEISCHINGER 1980).

Brachytronini sensu DAVIES & TOBIN, 1985

Notoaeschna TILLYARD, 1916

TILLYARD (1916) war es, der die erstbeschriebene Art, *N. sagittata* (MARTIN, 1901) (Taf. 5 oben), aus der Gattung *Austroaeschna* herauslöste, deren Spezies sie generell nicht unähnlich ist. Doch gemeinsam mit der anschließend vorzustellenden Gattung *Spinaeschna* unterscheiden sich die Arten von *Notoaeschna* in einigen Merkmalen deutlich von *Austroaeschna*: Antennen 6-gliedrig, Öhrchen breiter als lang, Appendices superiores der Männchen relativ lang und bogig einwärts gekrümmt, Endglied der Vesica spermalis mit langen Flagella (Abb. 7), Supraanalplatte der Weibchen deutlich zugespitzt oder mit dornartig verlängertem Mittelteil (Abb. 8), ventrale Portion des 10. Segments der Weibchen fein bestachelt, doch ohne Randzähnchen. Die Larven, insbesondere die *Notoaeschna*-Larven (Taf. 7 oben links), haben auffallend lange und kräftige Beine, Epiproct und Paraprocte sind bestachelt, und auch bei weiblichen Larven ist ein Epiproct-Höcker vorhanden. Durch sehr große, prominente Dorsalfortsätze unterscheiden sich Junglarven von *Notoaeschna* sehr deutlich von denen von *Spinaeschna* (THEISCHINGER 2002). Und ebenso deutlich unterscheiden sich reife *Notoaeschna* und *Spinaeschna* Larven: *Notoaeschna*-Larven zeigen nur 1 Paar Glossen (Abb. 9), und ihre Abdominalsegmente tragen je einen stumpfen Stachel entlang der Rückenmitte.

Die Larven beider *Notoaeschna*-Arten, *N. sagittata* und der weiter nördlich verbreiteten *N. geminata* THEISCHINGER, 1982 (Taf. 5 unten), leben in kleinen Flüssen insbesondere an Stellen, wo sich das Wasser schäumend zwischen Steinen und Felsen ergießt („rapids"), und auch in „riffle"-Situationen von Bächen. Über diesen „Stromschnellen" jagen dann auch die Männchen niedrig hin und her – auf der Suche nach Weibchen, die versuchen, ihre Eier in die nasse Algenkruste der Gesteinsblöcke einzustechen oder, wie jüngst beobachtet (HAWKING et al. 2004), völlig unter Wasser gehend, epilithisch ablegen.

Spinaeschna THEISCHINGER, 1982

Die Imagines der beiden Arten dieser Gattung, *S. tripunctata* (MARTIN, 1901) (Taf. 6 oben) und *S. watsoni* THEISCHINGER, 1982 (Taf. 6 unten), unterscheiden sich von den offenbar nahverwandten *Notoaeschna*-Arten durch die im Vergleich zur Situation in den Vorderflügeln deutlich breiteren Diskoidaldreiecke in den Hinterflügeln sowie auch durch die erkennbar verdickten 8. und 9. Abdominalsegmente der Weibchen, deren anale Appendices zudem auffallend lang sind (Abb. 10).

Die *Spinaeschna*-Larven (Taf. 7 oben rechts) haben ein schlankeres Prämentum mit Glossen und Paraglossen, „gesägte" Labialpalpen mit Endhaken und keine Dorsalstachel auf den Abdominalsegmenten, jedoch abdominale Seitenstachel bereits ab dem 3. Segment. Sie sind ebenfalls Bewohner montaner und submontaner Flüsse und Bäche, und *Spinaeschna*-Exuvien werden häufig zusammen mit solchen von *Notoaeschna* an denselben Stellen gefunden.

Dendroaeschna TILLYARD, 1907

Die in Richtung Flügelbasis versetzte zweite verstärkte Antenodalquerader (ax2) sollte das charakterisierende Merkmal der von BECHLY (1996) innerhalb der traditionellen Brachytroninae eingerichteten Familie Telephlebiidae sein. Als einzige „Australierin" der Gruppe widerspricht *Dendroaeschna* dieser Zuordnung: ihre ax2 befindet sich in der normalen aeshniden-üblichen Position über dem Diskoidaldreieck (Abb. 11). *Dendroaeschna* ist monotypisch: *D. conspersa* TILLYARD, 1907 (Taf. 21). Ihre auffallend breite, an den Seitenkanten dicht bürstenartig behaarte Stirn (Abb. 12) ist in Australien ohne Beispiel, hat jedoch Parallelen unter den himalajanisch-südchinesischen Genera *Gynacanthaeschna* FRASER und *Cephalaeschna* SELYS. Queradern im Basalfeld der Flügel, wie für *Telephlebia* und *Antipodophlebia* erwähnt, sind auch bei *Dendroaeschna* vorhanden.

Die Imagines der relativ kleinwüchsigen Art sind tagsüber, aber auch in der Dämmerung, aktiv, heliochrom gefärbt und wie die Arten von *Austroaeschna* und der oben behandelten Genera *Notoaeschna* und *Spinaeschna* im männchlichen Geschlecht blauäugig. Sie fliegen in der Regel erst in der 2. Hälfte des Sommers und im Herbst. Die Larven leben in Bächen und kleinen Flüssen des Berg- und küstennahen Tieflands. Sie zeichnen sich durch zugespitzte Postocularlappen und dorsal gekielte

terminale Abdominalsegmente aus (Taf. 21 unten).

Acanthaeschna Selys, 1883

Neben der ebenfalls monotypischen *Dendroaeschna* ist *A. victoria* Martin, 1901 (Taf. 8) wohl die rätselhafteste Art der australischen Brachytroninen und zudem nur von sehr wenigen Plätzen bekannt (Theischinger 2000). Die Imagines sind wie *Telephlebia* und *Antipodophlebia* aphantochrom gefärbt und haben wie diese relativ breite Flügel mit abgerundeten Spitzen. Das lange Pterostigma teilen sie lediglich mit *Telephlebia*, eine vergleichbar relativ offene Flügeladerung ist eher bei *Antipodophlebia* zu sehen. Mit den Spezies von *Austroaeschna* verbindet sie, abgesehen vom „offenen" Geäder, die längliche Analschleife und der Mangel an akzessorischen basalen Queradern. Bemerkenswert sind einige gattungstypische Besonderheiten: der braune Längsstreif an den Thoraxseiten, eine akzessorische (zweite) Radius-Supplementärader (Rspl2), die dem Radiusast RP3/4 parallel verläuft, wobei beide Adern (RP3/4 und Rspl2) deutlich zum Flügelhinterrand umbiegen (Taf. 8 oben); der hintere Winkel des Diskoidaldreiecks stößt direkt auf die Analader (Allbrook & Watson 1978) (Abb. 13).

Im Unterschied zu *Telephlebia* und *Antipodophlebia* scheint *Acanthaeschna* mehr tagaktiv zu sein. Die Larven (Taf. 8 unten) leben wahrscheinlich in stark beschatteten, tiefen Pfützen träge fließender Bäche und Flüsschen des Küstentieflandes.

Austrophlebia Tillyard, 1907

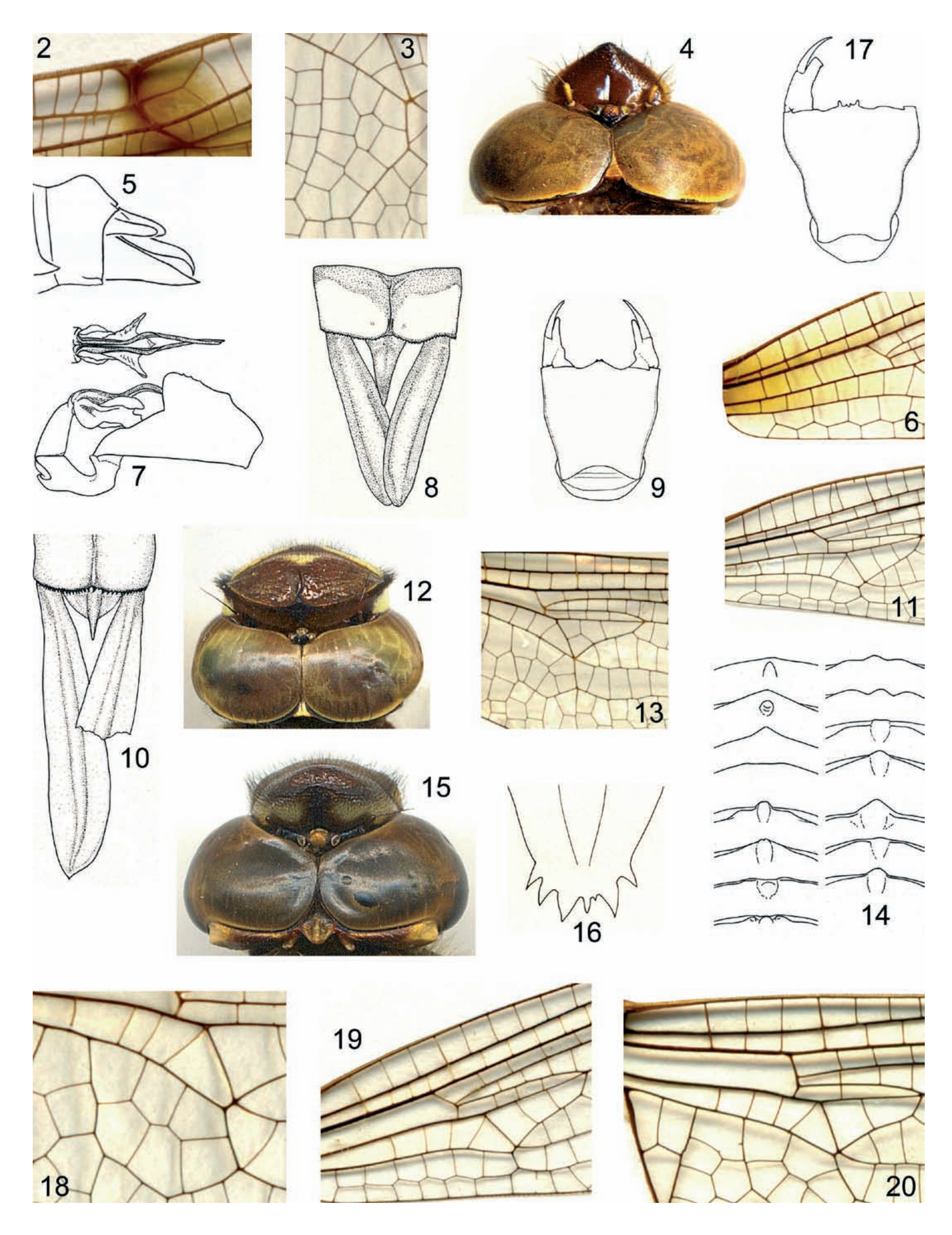
Die Arten dieser Gattung sind die mit Abstand größten brachytroninen Libellen Australiens (Flügellänge über 60 mm, Abdomenlänge um 70 mm): *A. costalis* (Tillyard, 1907) (Taf. 9 oben) und *A. subcostalis* Theischinger, 1996 (Taf. 9 unten) (Theischinger 1996). Es handelt sich um aphantochrome Odonaten mit goldbraunen Flügeln, die zudem ein braunes Band entlang ihres Vorderrandes aufweisen (Taf. 9). Innerhalb der Brachytroninae sind sie in ihrer Größe vergleichbar mit der japanischen *Boyeria maclachlani* Selys und der nordamerikanischen *Epiaeschna heros* Hagen; in ihrer Gesamterscheinung erinnern sie an gynacanthine Aeshniden. Zu ihren morphologischen Besonderheiten gehören ein relativ engmaschiges Geäder mit einer vielzelligen Analschleife, akzessorische Queradern in der Flügelbasis, eine schmale, mitten zugespitzte Stirn und das Vorhandensein eines thorakalen Metastigmalstreifs (Taf. 9). Speziell bei den Larven gibt es eine Reihe von Merkmalen, in denen die *Austrophlebia*-Arten mit den Arten der Gattung *Austroaeschna* übereinstimmen oder ihnen ähnlich sind (Theischinger 2002). Entsprechend der Größe der Imagines sind auch die reifen Larven von *Austrophlebia* (Taf. 7 unten) sehr groß (Gesamtlänge bis 50 mm).

Durch ihre beiden Arten verkörpert *Austrophlebia* ein unter australischen Brachytroninen mehrfach wiederkehrendes disjunktes Verbreitungsmuster: *A. costalis* lebt südlich des 21. Breitengrades, *A. subcostalis* nördlich davon. Zwischen beiden Arealen befindet sich das „Paluma-Eungella gap" (Watson & Theischinger 1984; Theischinger 2001).

Austroaeschna Selys, 1883

Mit 20 oder 21 Arten stellen die bisher in dieser Gattung vereinigten Spezies die große Mehrheit der australischen Brachytroninae. Obwohl diagnostisch sicher von den übrigen australischen Genera unterscheidbar (Theischinger 1982, Watson et al. 1991), ist es schwierig, die Monophylie dieser Gruppe zu begründen. Die der Gattung zugerechneten Arten haben einen vom Augenhinterrand-Kiel separierten Postgenae-Wulst, dem bei etlichen Arten die sogenannten Postokularloben aufsitzen (Abb. 14). Bei einer ganzen Reihe von Arten ist das Occipitaldreieck auf seiner Rückseite mit einem nach hinten gerichteten pfropfenförmigen Fortsatz ausgestattet. Dieser „occipital knob" (Abb. 15) findet sich aber auch bei den Imagines von *Notoaeschna* und *Spinaeschna*. Die basale Portion von Segment 10 der Weibchen ist als „zahntragende Platte" mit deutlich entwickelten apikalen Zähnchen ausgebildet (Abb. 16), und der Vorderrand des Labiums der Larven trägt 2 Paare von Tuberkeln, die Glossen und Paraglossen (Abb. 17). In Analogie zu *Acanthaeschna* zeigen alle Arten eine deutliche Tendenz zur axialen Streckung der Analschleife (Abb. 18).

Ausgangspunkt für die systematische Erforschung der Gattung war ihre vom Juniorautor seit langem praktizierte Unterteilung in mehrere Teilgruppen: die *A. forcipata*-Gruppe mit den Arten *A. forcipata* (Tillyard, 1907) (Taf. 10 oben) und *A. weiskei* (Förster, 1908) (Taf. 10 unten) (bereits von Förster (1908) als *Dromaeschna* Förster herausgestellt), die *A. pulchra*-Gruppe (jetzt *Pulchaeschna* subgen. nov.) mit *A. pulchra* Tillyard, 1909 (Taf. 11 oben), *A. eungella* Theischinger, 1993 (Taf. 11 unten) und *A. muelleri* Theischinger, 1982 (Taf. 12 oben), die *A. unicornis*-Gruppe mit *A. unicornis* Martin, 1901 (Taf. 13 oben), *A. pinheyi* Theischinger, 2001 (Taf. 13 unten), *A. speciosa* Sjöstedt, 1917 (Taf. 14 oben), *A. cooloola* Theischinger, 1991 (Taf. 14 unten), die *A. subapicalis*-Gruppe mit *A. subapicalis* Theischinger, 1982 (Taf. 16 oben), *A. atrata* Martin, 1909 (Taf. 16 unten), *A. hardyi* Tillyard, 1917 (Taf. 17 oben) und *A. tasmanica* Tillyard, 1916 (Taf. 17 unten) und schließlich die *A. multipunctata*-Gruppe mit *A. multipunctata* (Martin, 1901) (Taf. 19 oben), *A. obscura* Theischinger, 1982 (Taf. 19 unten), *A. parvistigma*


2
3
4
17
5
7
8
9
6
11
10
12
13
15
16
14
18
19
20

(SELYS, 1883) (Taf. 18 unten), *A. sigma* THEISCHINGER, 1982 (Taf. 20 oben) und *A. christine* THEISCHINGER, 1993 (Taf. 20 unten). Mehr oder weniger außerhalb dieser Gruppen verblieben *A. anacantha* TILLYARD, 1908 (Taf. 15 unten), *A. flavomaculata* TILLYARD, 1916 (Taf. 18 oben) und *A. inermis* MARTIN, 1901 (Taf. 12 unten).

Alle *Austroaeschna*-Imagines sind mehr oder minder von mittlerer Größe. Sie sind heliochrom gefärbt (Tafeln 11-20) und tagaktiv, obwohl die Lichtverhältnisse in Regenwaldbächen der Tropen oft dämmerungsähnlich sind. Ihre rheophilen Larven (Taf. 15 oben) leben an Bergbächen und Bergflüssen, mitunter auch in kleinen Quellrinnsalen.

Zum Abschluss sei bemerkt, dass Bemühungen des Juniorautors und einer Anzahl anderer in- und ausländischer Sammler, in den letzten 14 Jahren noch unbeschriebene australische „Brachytroninen" zu finden, bisher weitgehend erfolglos waren. Überdies konnte an den Juniorautor herangetragenen Identifikationserfordernissen bezüglich Imagines und Larven vernünftiger Größe von zahlreichen Lokalitäten Australiens in allen Fällen entsprochen werden. Damit sollte man annehmen können, dass alle existierenden Arten (nach den herkömmlichen Artbegriffen) bekannt sind und dass über die diesen Begriffen entsprechende Abgrenzung der Arten ausreichende Sicherheit besteht. Es ist jedoch auch zu bedenken, dass nur wenige Sammler ein sehr großes und an vielen Stellen schwer- bis unzugängliches Gebiet und eine nicht gerade leicht zu sammelnde Gruppe von Libellen nicht 100%ig bewältigen können.

Abb. 2-20: (**2-5**) *Telephlebia*: (**2**) *T. tryoni* ♀, Vorderflügel; (**3-5**) *T. godeffroyi*: (**3**) ♂, Hinterflügel; (**4**) ♂, Kopf, dorsal; (**5**) ♂ Larve, Abdomenende, lateral; (**6**) *Antipodophlebia asthenes* ♀, Vorderflügel; (**7**, **8**) *Notoaeschna sagittata*: (**7**) ♂, Penoid, lateral, und Endglied, ventral; (**8**) ♀, Abdomenende, dorsal; (**9**) *Notoaeschna sagittata* Larve, Labium, ventral; (**10**) *Spinaeschna tripunctata*, ♀, Abdomenende, dorsal; (**11**, **12**) *Dendroaeschna conspersa*: (**11**) ♂, Vorderflügel; (**12**) ♀, Kopf, dorsal; (**13**) *Acanthaeschna victoria* ♂, Hinterflügel; (**14**) Augenhinterrand-Kanten und Postgenae-Kiele: (links): *Notoaeschna sagittata* ♂ (2 Ansichten), *Acanthaeschna victoria* ♂ (2 Ansichten); *Austroaeschna pulchra* ♂; *A. cooloola* ♀; *A. unicornis* ♂; *A. anacantha* ♀; (rechts): *Austrophlebia costalis* ♂ und ♀; *Dromaeschna forcipata* ♂; *D. weiskei* ♂; *Austroaeschna subapicalis* ♂; *A. flavomaculata* ♂; *A. multipunctata* ♂; (**15-20**) *Austroaeschna*: (**15**) *A. subapicalis* ♀, Kopf, dorsal; (**16**) *A. speciosa* ♀, Subanalplatte, ventral; (**17**) *A. atrata* Larve, Labium, ventral; (**18**, **19**) *A. parvistigma* ♂: (**18**) Hinterflügel; (**19**) Vorderflügel; (**20**) *A. flavomaculata* ♂, Hinterflügel.

3. Die endemischen Taxa und ihre phylogenetischen Beziehungen

Die überraschende Vielgestaltigkeit der australischen Brachytroninen offenbart sich in den beträchtlichen generellen und speziellen morphologischen Unterschieden zwischen den Gattungen und bisweilen selbst zwischen Arten einer Gattung. Vor diesem Hintergrund machte es sich zum einen erforderlich, eine relativ hohe Anzahl von Merkmalen und Merkmalkomplexen zu untersuchen und zum anderen alle verfügbaren rezenten Genera der Neoaeshnida BECHLY, 1996 zu Vergleichen heranzuziehen. Einzig die Vielzahl der geprüften Taxa bot hinreichende Chancen für zuverlässige Lesrichtungsentscheidungen zwischen den alternativen, oft auch nur graduell abgestuften Ausprägungen der Charaktere im Sinne von „eher ursprünglich" (plesiomorph) contra „relativ abgeleitet" (apomorph). Außerdem erleichterte die breit angelegte Materialbasis eine Unterscheidung zwischen der Mehrfachentstehung homologer Strukturen und einer mehrfachen Reduktion derselben sowie auch das Auffinden von Abhängigkeiten (Koppelungen) in den phylogenetischen Abwandlungen von zwei oder mehr Merkmalen. Die Mehrfach-Expression rsp. Mehrfach-Unterdrückung von Merkmalqualitäten in einzelnen Subtaxa eines Taxons, von BRUNDIN (1976) als „unique inside parallelisms" und von SAETHER (1979) als „underlying synapomorphies" bezeichnet, sind auch bei den Neoaeshnida ein generell verbreitetes und nicht gerade seltenes Phänomen.

Wir analysierten vier Komplexe von Charakteren:

a) Merkmale des Flügelgeäders: Proportionen der basalen Flügelzellen (Basal-, Cubital- und Subdiskoidalzelle, Diskoidaldreieck, Analschleife und Analdreieck) nebst den Positionen der verstärkten Antenodalqueradern, des Arculus und Nodus sowie des „anal crossing" (Rudiment des Cubitus posterior); Vorhandensein rsp. Fehlen akzessorischer Queradern in den basalen Flügelfeldern, Position und Gestalt des Pterostigmas und der Interradius-Gabel; Besonderheiten im Verlauf der Längsadern und im Adernetz der jeweils zwischen ihnen liegenden Flügelbereiche.

b) Strukturen und Proportionen von Kopf, Thorax und Abdomen nebst Anhangsorganen (Mundteile, Antennen, Augen, Beine, sekundäre Geschlechtsorgane, Analanhänge); Besonderheiten in den Oberflächenstrukturen und Proportionen der Körperteile, insbesondere des Kopfes und der Abdominalsegmente.

c) Zeichnungs- und Färbungsmuster der einzelnen Körperabschnitte unter den Aspekten ihrer Ausgestal-

tung und Differenzierung.

d) Morphologische Merkmale, Größe und Proportionen reifer Larven anhand von Exuvien.

Im Verlaufe der Erhebungen stellten sich unserer Ausgangshypothese „Alle australischen Brachytroninae sensu DAVIES & TOBIN, 1985 konstituieren ein Monophylum" zunehmende Argumentationsschwierigkeiten entgegen. Wir fanden Kongruenzen zwischen der australischen *Telephlebia* und den holarktisch/orientalisch verbreiteten Arten der Gattung *Boyeria* MCLACHLAN, 1896, und als ein „Stein des Anstoßes" erwies sich auch *Dendroaeschna*. Die Individuen dieser monotypischen Gattung (*D. conspersa*) zeigen nicht nur abweichend von allen übrigen „Australiern" (Abb. 19, 20) die zweite verstärkte Antenodalquerader (ax2) in „aeshnidengerechter" Position über dem Diskoidaldreieck (Abb. 11), sondern stimmen auch in der extrem breiten, frontal längsgekielten Stirn (Abb. 12) mit der himalajanischen *Gynacanthaeschna* FRASER, 1921 überein. Die Frage nach eventuellen australisch-asiatischen Verbindungen von *Telephlebia* und *Dendroaeschna* hat uns über Jahre beschäftigt. Wir entwarfen, diskutierten und verwarfen fast ein Dutzend von Phylogrammen der australischen Brachytroninae mit und ohne Einschluss ihrer möglichen Verwandten außerhalb des Kontinents, ehe wir die nun hier vorzutragende Version ihrer Monophylie und inneren Hierarchie als eine diskussionswürdige Ausgangsbasis für weitere Untersuchungen erachteten. Diese Version beruht vor allem auf zwei wesentlichen Einsichten, zu denen wir im Ergebnis der komplexen Mermalvergleiche schließlich gekommen sind.

1. Die ax2-Verlagerung von einer Position über der Mitte des Diskoidaldreiecks auf ein Niveau zwischen seinem Basalwinkel und dem Arculus (Abb. 20) ist keine Synapomorphie der Telephlebiidae COCKERELL, 1913. Wir fanden die Verlagerung („recessed ax2") in Beschränkung auf die Vorderflügel auch bei *Allopetalia* SELYS, 1873 und bei allen von BECHLY et al. (2001) abgebildeten Angehörigen seiner fossilen Gomphaeschnaoidinae. Es ist sogar wahrscheinlich, dass sie bereits bei der jurassischen *Eumorbaeschna* BECHLY et al., 2001 ausgebildet war (BECHLY et al. 2001, l.c., S. 140). Nach diesen Beobachtungen erscheint eine „Basalverschiebung" von ax2 im Vorderflügel als eine Autapomorphie der Euaeschnida BECHLY (= Aeshnidae FRASER, 1957) oder doch zumindest der Neoaeshnida sensu BECHLY et al., 2001, die dann von verschiedenen Subtaxa aufgegeben wurde, so z. B. bei den Gomphaeschninae sensu BECHLY et al., 2001, repräsentiert durch *Gomphaeschna* SELYS, 1871, *Sarasaeschna* KARUBE & YEH, 2001, *Oligoaeschna* SELYS, 1889 und *Linaeschna* MARTIN, 1908, bei den brachytroninen Genera *Dendroaeschna*, *Planaeschna* MCLACHLAN, 1896 und *Limnetron* FÖRSTER, 1908 (bei den beiden letzteren mit individuellen Ausnahmen), bei allen Arten der *Brachytron*-Gruppe (*Brachytron* EVANS, 1845, *Aeschnophlebia* SELYS, 1883, *Epiaeschna* HAGEN, 1875, *Nasiaeschna* SELYS, 1900, *Tetracanthagyna* SELYS, 1883) und schließlich auch bei allen Formen der Aeshninae sensu DAVIES & TOBIN, 1985 einschließlich *Basiaeschna* SELYS, 1883 und *Oplonaeschna* SELYS, 1883.

Die Telephlebiidae COCKERELL im Umfang der ihnen von BECHLY (1996) zugesellten Gattungen zeigen die basale Verlagerung der ax2 auch in den Hinterflügeln (mit Ausnahme von *Acanthaeschna*). Die Ausdehnung der Translokation von ax2 auf die Hinterflügel dürfte eine Synapomorphie dieses Taxons sein, *Planaeschna* und *Dendroaeschna* wiederum ausgenommen. Es sei angemerkt, dass unsere Schwierigkeiten in der phylogenetischen Beurteilung des Merkmals „Basalverschiebung von ax2" nicht nur im Auffinden von Merkmalabwandlungen lagen, durch deren Bewertung ihr mehrfacher Wechsel zum vertrauten „Normzustand" (ax2 über dem Flügeldreieck) wahrscheinlich gemacht werden konnte, sondern auch darin, dass die Basalverschiebung, wie bereits von BECHLY (1996) angemerkt, ein eher quantitatives Charakteristikum darstellt: ax2 kann, abweichend von seiner reversen Position bei den Aeshninae und Gomphaeschninae, sowohl auf Höhe des basalen Viertels des Diskoidaldreiecks als auch seines basalen Winkels stehen, ferner zwischen Diskoidaldreieck- und Arculus-Niveau, auch über dem Arculus und schließlich sogar kurz vor ihm. Leicht variierende Positionen kommen individuell in allen Gattungen vor. Besonders deutlich sind sie innerhalb der westpaläarktischen *Boyeria*-Spezies. Dem Normzustand angenäherte ax2-Positionen über dem Basalwinkel des Flügeldreiecks oder gleich distal von ihm sind relativ häufig bei *Planaeschna*- und *Limnetron*-Individuen zu sehen.

Schließlich sei erwähnt, dass species- und gruppentypische Unterschiede in der Position einzelner Elemente des Flügelgeäders nicht auf die Stellung des ax2 beschränkt sind. Es gibt sie auch hinsichtlich der ersten verstärkten Antenodalquerader (ax1), des Arculus, des rudimentären Cubitus posterior (CuP-Kreuzung), des Nodus und Pterostigmas, der Interradius-Gabel (IR2-Gabel), um nur die auffälligsten zu nennen. Einige von ihnen werden noch im Detail zu erörtern sein.

2. Innerhalb monophyletischer Taxa niederer Hierarchiestufen, etwa auf dem herkömmlichen Familien- und Unterfamilienniveau, existiert, wie schon angedeutet, ein großes Reservoir an Parallelismen (Homoplasien), die sich in der Expression gleichförmiger homologer Merkmalausprägungen in einzelnen Subtaxa dokumentieren. Selbst Merkmale, die ausschließlich oder doch fast ausschließlich nur bei den Aeshnodea zu fin-

den sind, wie etwa die IR2-Gabel oder bestimmte Queradern im basalen Teil des Flügels, machen keine Ausnahme. Auch so auffallende „Besonderheiten“ wie eine breite Stirn, Farbmale auf den Flügeln, Verdichtung oder Vergröberung des Geädernetzes, verbreiterte Hamular-Durchlässe, verlängerte Abdominalsegmente, Hinterleib der Männchen ohne „Taille“ usw. wurden mehrfach hervorgebracht. Sehr häufig sind Reduktionen in Struktur- und Zeichnungsmerkmalen.

Da wir anfänglich nur sehr vage Vorstellungen über eine mögliche Monophylie der brachytroninen Aeshniden Australiens hatten und da uns die Annahme einer Monophylie für die Gesamtheit ihrer in Australien existierenden Genera nach einigen Voruntersuchungen auch nur als eine von mehreren denkbaren Hypothesen erschien, begannen wir mit der phylogenetischen Analyse „von unten“: An den Anfang unserer Ermittlungen stellten wir die artenreichste und hinsichtlich der einzelnen Spezies gut bearbeitete Gattung *Austroaeschna* SELYS, 1883 (THEISCHINGER 1978, 1982, 1993, 2001). Diesem Teil der Arbeit folgte die Untersuchung der systematischen Beziehungen zwischen allen australischen Gattungen, und nach dem Entwurf einer vertretbaren Monophylie-Hypothese für deren Mehrheit stellte sich schließlich die Frage nach ihren Verwandtschaftsbeziehungen zu den außer-australischen Brachytroninen. Der Versuch, eine Antwort auf diese Frage zu finden, führte unvermeidlich zu einer Prüfung der Monophylie aller generischen und supragenerischen Taxa der Euaeshnida BECHLY, 1996. Zu unserem Bedauern, weil vermutlich Verwirrung stiftend, fielen die Prüfungen in einer Reihe von Fällen negativ aus: es fanden sich sowohl paraphyletische als auch polyphyletische „Taxa“ wie z. B. die der Gynacanthini sensu DAVIES & TOBIN, 1985. Der hier (s. Kap. 3.3.) zu offerierende Vorschlag eines phylogenetischen Systems der Euaeshnida ist das Ergebnis unserer Studien, von dem wir annehmen, dass es einen Fortschritt in der Aeshniden-Systematik darstellt, jedoch keineswegs „der Weisheit letzten Schluss“.

3.1. Das *Austroaeschna*-System

Die in der Monographie von THEISCHINGER (1982) dem Genus *Austroaeschna* zugerechneten beiden Arten der von FÖRSTER (1908) aufgestellten Gattung *Dromaeschna* (*forcipata* und *weiskei*) erwiesen sich als Schwestergruppe aller übrigen Arten von *Austroaeschna*. *Dromaeschna* ist deshalb als Genus zu revalidieren. Spezies typica ist *Dromaeschna forcipata* (TILLYARD, 1907).

Austroaeschna ist mit 18 oder 19 Spezies die auf traditionellem Gattungsniveau mit Abstand artenreichste Gruppe der australischen Telephlebiiden. An der Monophylie des Taxons ist kaum zu zweifeln. Gewisse Unsicherheiten im Phylogramm der Gattung (Abb. 21) betreffen die *unicornis*-Gruppe sowie die terminale Dreiergruppe *obscura/sigma/christine*. Zum einen könnte es sich erweisen, dass *A. unicornis pinheyi* THEISCHINGER, 2001 eine distinkte Spezies darstellt (wie in unserem Schema prognostiziert) und zum anderen ist nicht auszuschließen, dass nicht *A. sigma*, sondern *A. obscura* die Schwesterart von *A. christine* sein könnte.

Zum Verständnis der Auflistung der Autapomorphien der Subtaxa und Spezies von *Austroaeschna* mögen noch einige Anmerkungen nützlich sein. Vor allem müssen drei Strukturen auf der Rückseite der Kopfkapsel im Bereich des Occipitale und der Postgenae erwähnt werden, die *Austroaeschna* und z. T. auch ihre nächstverwandten Genera synapomorph kennzeichnen: Occipital-Zapfen, separate obere Postgenae-Kiele und Postocular-Zipfel.

Die Ausformung eines Occipital-Zapfens (Abb. 15) ist ein apomorpher Grundmuster-Charakter der Telephlebiiden, der allerdings im Verlaufe ihrer Stammesgeschichte in mehreren Subtaxa reduziert wurde. Er hat sich bei 2 von 6 *Telephlebia*-Spezies erhalten, bei allen vier Arten der Notoaeschnini trib. nov. (s. Kap. 3.2.) und im Falle von *Austroaeschna* bei den Spezies von *Pulchaeschna* subgen. nov., den Arten der *A. unicornis*-Gruppe, bei *A. anacantha* sowie bei zwei der vier Spezies der *A. subapicalis*-Untergruppe. Unter den non-australischen Brachytroninen fanden wir einen kleinen Occipital-Zapfen nur bei der nordamerikanischen *Nasiaeschna*.

Synapomorph auf *Austroaeschna* und *Dromaeschna* beschränkt ist die Separation der zu beiden Seiten des Occipitale verlaufenden flach-kantigen oberen Postgenae-Kiele von den Hinterkanten der Komplexaugen (Abb. 14). Die plesiomorphe Alternative besteht in der Vereinigung der Postgenae-Kiele mit den Hinterkanten der Augen in einigem Abstand jederseits des Occipitale (Abb. 14).

Auch die bei den Weibchen den Postgenae-Kielen zu beiden Seiten des Occipitale aufgesetzten Postocular-Zipfel sind wahrscheinlich eine *Dromaeschna/Austroaeschna*-Synapomorphie (Abb. 15). Eine gewisse Unsicherheit resultiert aus dem Umstand, dass sie nur bei *D. forcipata* vorhanden sind, während sich bei *D. weiskei* nicht einmal Spuren von ihnen finden lassen. Allerdings: sie fehlen bis auf geringe Reste auch den Arten der *unicornis*-Gruppe von *Austroaeschna* (mit Ausnahme von *A. inermis*, deren Weibchen meist noch kleine Postocular-Zipfel zeigen). Die Weibchen von *A.* (*P.*) *pulchra* tragen generell ein Paar Hörnchen oberhalb der weitgehend reduzierten Postocular-Zipfel (Abb. 22), und die Arten der terminalen Gruppierung *obscura/sigma/christine* haben nur „noch“ schwache Andeutungen dieser Struktur.

Aus der nachfolgenden Auflistung der Aut- und Synapomorphien der *Austroaeschna*-Subtaxa ist abzulesen, dass wesentliche Argumente zur phylogenetischen Struktur der Gattung über vergleichende Analysen der Abänderungen der hellen Zeichnungselemente an Kopf, Thorax und Abdomen gewonnen wurden. Gleiches gilt auch für die diesbezüglichen Unterschiede zwischen *Austroaeschna* und *Dromaeschna* (s. Kap. 3.2.). Abweichend von ihren Grundmuster-Eigenschaften können helle Streifen, Flecken und Tüpfel von Art zu Art sowohl bis zum Verschwinden verkleinert als auch vergrößert sein; einzelne Elemente können miteinander verschmelzen, und es können „neue" (im Grundmuster nicht vorhandene) gruppen- und artspezifische Elemente hinzutreten (Abb. 24, 27, 28, 35, 38, 43, 45, 46; Taf. 10-20).

Aut- und Synapomorphien

1. *Austroaeschna*
abdominale Anterodorsalflecken (AD) primär paarig angelegt
unpaare dorsomediane „Signalflecken" auf den terminalen Abdominalsegmenten (underlying synapomorphy)
Augen der adulten Männchen blau

2. Subgenus *Pulchaeschna* subgen. nov. (Typusart: *Austroaeschna unicornis pulchra* TILLYARD, 1909; einschließend *A. pulchra*, *A. eungella* THEISCHINGER und *A. muelleri* THEISCHINGER)
Stirn auf über 50% der Kopfbreite verbreitert (Taf. 11, 12 oben)
Ovipositor beim Weibchen und im letzten Larvenstadium Segment 10 deutlich überragend
Abdominalflecken bis auf die markanten Anterodorsalia (AD) reduziert (Taf. 11, 12 oben)
larvales Prämentum schlank (Längen/Breiten-Index 1.7-1.8)

2.1. A. (P.) *muelleri*
Signalflecken" auf Abdominalsegment 9 in beiden Geschlechtern vergrößert (Taf. 12 oben)

2.2. A. *pulchra/eungella*
Postocular-Zipfel stark verkleinert (Abb. 22, 23)
Appendix inferior verbreitert (parallel so bei *A. inermis* und der *subapicalis*-Untergruppe)
terminale Abdominalsegmente der Larven dorsal gekielt

2.2.1. A. (P.) *pulchra*
Weibchen mit Hörnchen über den Resten der Postocular-Zipfel (Abb. 22)

2.2.2. A. (P.) *eungella*
einzelne Individuen mit „offener" Analschleife (parallel zu *Dendroaeschna*) (Taf. 11 unten)
Seitenstachel am larvalen Abdominalsegment 5 winzig

3. Subgenus *Austroaeschna*
IR2-Gabel mit eingefügter mittlerer Zellreihe (Taf. 12 unten, 13, 14 oben, 15 unten, 16, 17)
Analschleife überwiegend länger als tief (Abb. 18)
mindestens 3 Zellen zwischen Analschleife und Flügelhinterrand
Mesepimeralstreif in Tüpfel aufgelöst (Abb. 24)
Metepimeralstreif, von der ursprünglichen Schrägstellung abweichend, unterschiedlich abgewandelt

Abb. 21: Phylogramm von *Austroaeschna*.

(Abb. 24, 27, 28, 35, 38, 43, 45, 46)
paarige helle Flecken auf den Ventralpartien der abdominalen Terga

4. A. *unicornis*-Gruppe
Postocular-Zipfel bis auf geringe Reste reduziert
Mesepimeralstreif bis auf ein oberes und ein unteres Fleckchen reduziert (Abb. 24)
Metastigmalstreif sekundär komplett (Abb. 24)
Metepimeralstreif schmal sichelförmig, dahinter ein längliches Fleckchen (Abb. 24)
Subgenitalplatte der Weibchen mit reduzierter Anzahl (9-5) randständiger oligomerer Dornen (Abb. 16)

4.1. A. *inermis*
Occipital-Zapfen mit Rückwand des Occipitale verschmolzen (Abb. 25)
Wülste des Penoid-Endgliedes mit drei Paar Stacheln (Abb. 26)
Appendices superiores (Männchen) kürzer als Segment 10
nur unteres Teilfleckchen des Mesepimeralstreifs erhalten (Abb. 27)
Larven mit auffallend langen kräftigen Beinen

4.2. A. *unicornis*-Untergruppe
Analschleife deutlich länger als tief (Taf. 13, 14)
Tendenz zur Vereinigung der AD, AL (Anterolateralflecken), ML (Mediolateralflecken) und MD (Mediodorsalflecken) auf Abdominalsegment 8 zu einem „Signalfleck" (Taf. 13, 14)
larvaler Meso- und Metathorax mit je einem Paar deutlicher Lateralhöcker

4.2.1. A. *unicornis/pinheyi*
deutliche verlängertes Abdomen infolge Streckung von Segment 8: bei Männchen das 5.7-6.1 fache der Kopfbreite erreichend (Norm bei *Austroaeschna* ist das 5.2-5.4 fache; parallel so bei *Notoaeschna* und *Dromaeschna*)

4.2.1.1. A. *unicornis* (+ „ intermediates")
auf Segment 8 entfallen bei den Männnchen 9.3-9.5% der Abdomenlänge (bei *A. pinheyi* nur 8.9-9.1%)

4.2.1.2. A. *pinheyi*
unterer Fleck des Mesepimeralstreifs nur als schwaches Strichelchen erhalten (Abb. 28)
Segment 10 des Männchens im Profil steil gerundet abfallend (Abb. 29) (flach gerundet bei *A. unicornis*; Abb. 30)

4.2.2. A. *speciosa/cooloola*
Vorderflügel deutlich länger als Hinterflügel (bei Männchen 102-104% der Hinterflügel-Länge)
Subanalplatte der Weibchen mit maximal 5-6 randständigen Zähnchen

4.2.2.1. A. *speciosa*
Dorsalkante von Abdominalsegment 10 der Männchen im Profil eckig (Abb. 31)
Appendices superiores der Männchen verkürzt und einwärts abgeknickt (Taf. 14 oben; Abb. 32)
von Abdominalsegment 3 bis Segment 8 zunehmende Vergrößerung der MD bei Männchen (Taf. 14 oben)
Abdominalsegment 5 der Larven ohne Seitenstachel (parallel so in *A. pinheyi*)

4.2.2.2. A. *cooloola*
mittlere Zellreihe der IR2-Gabel auf das äußere Drittel reduziert
Appendices superiores (Männchen) verschmälert (Abb. 33)

5. A. *anacantha/subapicalis/flavomaculata/parvistigma*-Gruppe
Postocular-Zipfel groß (sekundär verkleinert bei terminalen Taxa)
Analschleife um 50% länger als tief (Abb. 18)
Labrum mit markantem, gelb bis orangefarbenem meist zweigeteiltem herzförmigem Fleck (Abb. 34)
Stirn oberseits mit „Augenflecken" (Taf. 15 unten, 17 oben, 18-20) (in der *A. subapicalis*-Untergruppe nur bei *A. hardyi*)
alle Thoraxstreifen in Tüpfel aufgelöst (Abb.35, 38, 43, 45, 46; Taf. 15 unten, 16-20)
oberer Tüpfel des Mesepimeralstreifs sigmoid gebogen (Abb. 38, 43, 45, 46)

6. A. *anacantha*
Pterostigma verlängert
akzessorische Analschleife
Postocular-Zipfel auch bei Männchen
Metastigmalstreif in 4, Metepimeralstreif in 3 Tüpfel aufgelöst (Abb. 35)
gelber Fleck auf den Tibien (vor dem Tibia/Femur-Gelenk)

7. A. *subapicalis/flavomaculata/parvistigma*-Infragruppe
mittlere IR2-Zellreihe proximal verkürzt oder mitten unterbrochen oder völlig aufgelöst
Abdominalsegment 10 der Männchen mit deutlichem Dorsalhöcker (Taf. 16-20)

8. A. *subapicalis*-Untergruppe
mediale Lappen des Penoid-Endgliedes mit rohrartiger Führung unter den Endlappen (Abb. 36)
Appendix inferior verbreitert und terminal meist leicht zweizipfelig (Abb. 37)
„Augenflecken" auf der Stirnoberseite reduziert
Von den 2 Flecken des Metepimeralstreifs ist der obere der größere (Abb. 38)
akzessorisches Fleckchen schräg über/hinter dem Metastigma (Abb. 38)

8.1. A. *subapicalis/atrata*
larvales Prämentum kurz und breit (Index 1.0-1.1), mit Kontrastfärbung auf der Ventralseite
keine Mandibelflecken

gelber Fleck auf den Labialpalpen kontrastvoll verstärkt (Abb. 39)
große gelbe Postorbitalflecken auf Höhe der Incisura lateralis
von vorn nach hinten leicht ansteigender brauner Streif über die Kopf- und Thoraxseiten (Taf. 16; Abb. 38) (parallel so bei *Acanthaeschna*; Taf. 8 oben)
abdominale PD reduziert, MD verlängert

8.1.1. *A. atrata*
keine Spur von einem Occipital-Zapfen
Dorsalhöcker auf Abdominalsegment 10 posteriad gerichtet (Abb. 40)
ventrale Abdominalflecken verkleinert

8.1.2. *A. subapicalis*
Occipital-Zapfen in die Rückwand des Occipitale eingezogen
dorsale Zähnchen auf dem Appendix inferior präapikal situiert
larvale abdominale Seitenstachel stark entwickelt und leicht laterad abgespreizt

8.2. *A. hardyi/tasmanica*
4-5 Zellen zwischen Analschleife und Flügelrand
Stirn frontal sekundär braun (Abb. 41)
helle Femoralflecken reduziert

8.2.1. *A. hardyi*
„Augenflecken" auf der Dorsalfläche der Stirn („reversal")
vorderer Prothoraxfortsatz der Larve dünn, fast nadelartig

8.2.2. *A. tasmanica*
Abdominalsegment 8 der Männchen auf 56% der Kopfbreite verlängert
Dorsalhöcker auf Abdominalsegment 10 (Männchen) sehr groß und nach hinten gestreckt (Taf. 17 unten)

9. *A. flavomaculata*-Untergruppe
Occipital-Zapfen total reduziert
Hinterkopf ganz schwarz
Pro- und Metacoxae mit gelbem Fleck
MD auf Abdominalsegment 8 der Männchen verlängert und vergrößert (Taf. 18-20)
larvaler Epiproct ventral nicht gezähnelt, sondern nur fein und dicht behaart

10. *A. flavomaculata*
sehr kompakter Thorax (Thoraxhöhe = Kopfbreite, weshalb die Art kleinköpfig wirkt)
Diskoidaldreieck verkürzt, oft nur 2-zellig (Abb. 42)
Metepimeralstreif in 3 Fleckchen aufgelöst (Abb. 43)
AD verlängert
helle Ventralflecken nur auf Abdominalsegment 3
larvales Prämentum kompakt und breit (Index 1.1-1.2)

11. *A. parvistigma*-Teilgruppe
kauende Mundteile auffallend orangerot getönt (Abb. 44)
ventro-posteriorer Rand des verkürzten Humeralstreifs mitten eingedellt (Abb. 45)
Metepimeralstreif in 2 Fleckchen aufgelöst, das untere meist das größere (Abb. 45)

12. *A. parvistigma*
gelber Fleck auf Meso- und Metafemur oberhalb des Tibia-Femur Gelenks
AL in Kontakt mit den ML (parallel zu *A. sigma* und *A. christine*)
abdominale Ventralflecken groß („reversal"?)
larvale Labialpalpus-Zähnchen schwach

13. *A. multipunctata*-Komplex
Postocular-Zipfel winzig bis fehlend
Zellmittelreihe in der IR2-Gabel bis auf terminale Reste reduziert (Taf. 19, 20)
Dornen auf der Lateralfläche der Fossa genitalis auf 1-3 an ihrer Spitze reduziert
keine Mandibelflecken
Stirn frontal sekundär braun (parallel zu *A. hardyi* und *A. tasmanica*)

14. *A. multipunctata*
Abdominale Ventralflecken der Männchen verkleinert
larvales Prämentum breit (Index 1.2-1.3)

15. *A. obscura/sigma/christine*
AD nur noch auf Abdominalsegment 3 erhalten oder völlig fehlend (Taf. 19 unten, 20)

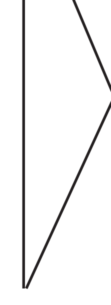
16. *A. obscura*
larvales Prämentum schmal (Index 1.6-1.7)

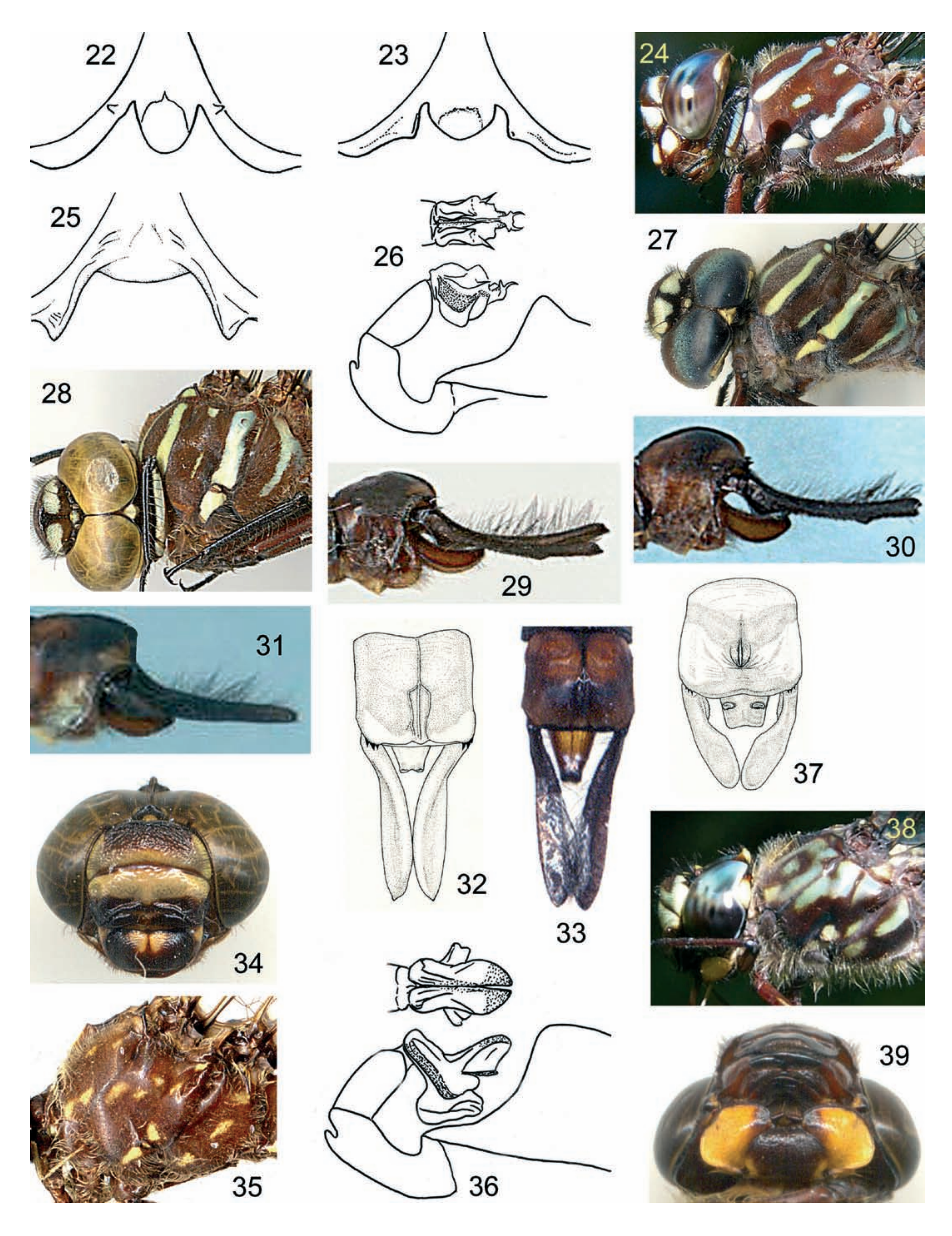
17. *A. sigma/christine*
Humeralstreif sekundär komplett („reversal") (Taf. 20; Abb. 46)

17.1. *A. sigma*
ventrale Lappen des Penoid-Endgliedes verlängert und abwärts gebogen (Abb. 47)

17.2. *A. christine*
auch Abdominalsegment 3 ohne AD
ML lateral unmittelbar mit den AL verbunden
keine PD auf Abdominalsegment 8 (Weibchen) und 9 (Männchen) (Taf. 20 unten)

Abb. 22-39: *Austroaeschna*: (**22**, **23**) Occipitale, dorsal: (**22**) *A. pulchra* ♀; (**23**) *A. eungella* ♀; (**24**) *A. unicornis* ♂, Kopf + Thorax, lateral; (**25**-**27**) *A. inermis*: (**25**) ♀, Occipitale, dorsal; (**26**) ♂, Penoid, lateral, und Endglied, ventral; (**27**) ♂, Kopf, dorsal, + Thorax, lateral; (**28**, **29**) *A. pinheyi*: ♂, Kopf, dorsal, + Thorax, lateral; (**29**) ♂, Abdomenende, lateral; (**30**) *A. unicornis* ♂, Abdomenende, lateral; (**31**, **32**) *A. speciosa* ♂, Abdomenende: (**31**) lateral; (**32**) dorsal; (**33**) *A. coloola* ♂, Abdomenende, dorsal; (**34**) *A. parvistigma* ♀, Kopf, frontal; (**35**) *A. anacantha* ♀, Thorax, lateral; (**36**) *A. atrata* ♂, Penoid, lateral, und Endglied, ventral; (**37**-**39**) *A. subapicalis*: (**37**) ♂, Abdomenende, dorsal; (**38**) Kopf + Thorax, lateral; (**39**) Kopf, ventral.




22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39

3.2. Das System der australischen Telephlebiidae

Ein eindeutiger Beleg für die Monophylie der endemisch-australischen „brachytroninen Aeshnidentaxa" (s. Kap. 2) wurde nicht gefunden. Die Aufrechterhaltung der eingangs postulierten Monophylie-Hypothese beruht auch unter Ausschluss von *Dendroaeschna* auf indirekten Indizien. Zum einen sprechen „underlying synapomorphies" für eine inklusive Verwandtschaft der australischen Taxa und zum anderen existieren, über die Gattungen „verstreut", Zeichnungsmuster, die bei non-australischen „Telephlebiiden" nicht vorkommen, so z. B. die fascialen braunen Längstreifen über die Thoraxseiten bei *Acanthaeschna* und *Austroaeschna subapicalis* und *A. atrata*.

Am Beispiel der Postocular-Zipfel konnte studiert werden, dass selbst ein „nur" auf „Gattungsniveau" beschränktes Sondermerkmal im Verlaufe der Speziationen unterschiedliche Wandlungen erfahren kann: Verstärkung der Expression (wie im Falle von *A. anacantha* ein „Übergreifen" der Occipital-Zipfel auf das männliche Geschlecht), aber auch Verkleinerung dieser Zipfel bis hin zu ihrem völligen Verschwinden, wobei alle vorkommenden Varianten der Ausprägung des Merkmals stets artspezifisch sind (Abb. 48-51).

Abgesehen von *Nasiaeschna* wurden Occipital-Zapfen bei *Austroaeschna*, *Notoaeschna*, *Spinaeschna* sowie bei zwei von sechs *Telephlebia*-Spezies gefunden. Ihre unterschiedlich fortgeschrittene Reduktion bei *Austroaeschna* (s. Kap. 3.1.) und ihr Vorhandensein bei den beiden „fortlebenden Stammarten" der *Telephlebia*-Subtaxa sowie ihre irreguläre Verteilung über die anhand anderer Merkmale rekonstruierten Gruppierungen der australischen Gattungen sprechen eher für ein autapomorphes Grundmuster-Merkmal („Occipital-Zapfen vorhanden") als für eine Mehrfachentstehung dieses Charakters innerhalb der australischen Telephlebiiden. Da jedoch diese Alternative nicht eindeutig entschieden werden kann, muss der ihr übergeordnete Begriff von der „underlying synapomorphy" (SEATHER 1979) als hinreichende Erklärung akzeptiert werden.

Ein anderes Verteilungsbild bot das Merkmal „medianer Höcker auf dem 10. Segment der Männchen". Die Höcker sind wiederum bei den Arten von *Austroaeschna* und *Telephlebia* vorhanden, aber auch bei *Antipodophlebia* und *Austrophlebia* ausgebildet, nicht jedoch bei *Notoaeschna* und *Spinaeschna* und auch nicht bei *Dendroaeschna* und *Acanthaeschna*. Auch für sie muss die Hypothese einer „underlying synapomorphy" in Anspruch genommen werden und zwar aus zwei Gründen. Zum ersten fehlen solche Höcker den durch Synapomorphien erschlossenen nächsten Verwandten der australischen Telephlebiiden, nämlich den asiatischen Telephlebiiden sensu BECHLY, 1996 sowie auch *Planaeschna* und *Boyeria* durchweg (s. Kap. 3.3.). Falls sich die postulierte „underlying synapomorphy" auf ein den „Australiern" übergeordnetes Taxon beziehen sollte, wäre zu erwarten gewesen, dass so ein Höcker zumindest in der einen oder anderen Artengruppe der non-australischen Telephlebiiden anzutreffen ist. Dies ist jedoch nicht der Fall.

Höcker auf dem 10. Segment gibt es zum anderen auch bei einer Reihe von Aeshnini sensu DAVIES & TOBIN (einschließlich *Oplonaeschna* und *Basiaeschna*). Doch diese Höcker erheben sich über der vorderen Segmenthälfte und ihr Gipfel steht allenfalls über der Segmentmitte, während er bei den australischen Telephlebiiden stets über dessen distaler Hälfte aufragt (Abb. 40, 52, 53).

Einer vertieften Prüfung ihrer Zugehörigkeit zum fraglichen Monophylum der australischen Telephlebiiden wurden vier Gattungen unterzogen: *Telephlebia* wegen ihrer phänotypischen Ähnlichkeit mit einigen *Boyeria*-Spezies, *Dendroaeschna* wegen der Position des ax2 über dem Diskoidaldreieck, *Austrophlebia* wegen ihres sekundär verdichteten Geädernetzes und *Acanthaeschna* wegen mehrerer plesiomorpher Merkmalausprägungen und Sondermerkmale.

Die Übereinstimmungen zwischen *Telephlebia* und *Boyeria* erwiesen sich als phylogenetisch irrelevant. Ein zwischen dem Diskoidaldreieck und dem proximalen Ende des Mspl axial verlängertes, jedoch in einer Stoppzelle endendes Tspl erwies sich als die plesiomorphe Variante dieser Schaltader (Abb. 54), die in dieser Gestalt auch bei anderen Gattungen der Telephlebiidae sensu BECHLY, 1996 (*Notoaeschna*, *Cephalaeschna* SELYS, 1883, *Caliaeschna* SELYS, 1883, *Planaeschna* u. a.) zu sehen ist. Abgerundete Flügelspitzen wie bei *Telephlebia* und bei *Boyeria vinosa* (SAY, 1879) sind offenbar in Anpassung an eine besondere Flugweise mehrfach hervorgebracht worden, so auch bei *Acanthaeschna*, einigen *Cephalaeschna*-Spezies und beispielsweise auch bei *Oligoaeschna minuta* ASAHINA, 1986 und *Gynacantha bayadera* SELYS, 1891. Analoges gilt für das Merkmal „zugespitzte Stirnkante". Indizien für eine unmittelbare Verwandtschaft zwischen *Telephlebia* und *Boyeria* wurden also nicht gefunden.

Dendroaeschna steht wegen der „Normalposition" ihres ax2 über dem Diskoidaldreieck (Abb. 11) nicht nur in Opposition zu den übrigen australischen „Brachytroninen", sondern zu allen Telephlebiiden sensu BECHLY, 1996. Eine Beschreibung und Ausdeutung dieses Phänomens wurde zu Beginn des Kapitels gegeben. Eine weitere Besonderheit von *Dendroaeschna*, die breite Stirn (in Relation zur Kopfbreite) (Abb. 12), dürfte

kein so exklusives Merkmal darstellen, wie es uns anfänglich erschien. Neben der diesbezüglichen Übereinstimmung mit der asiatischen *Gynacanthaeschna* (deren Weibchen eine ganz abweichend gebaute Subgenitalplatte haben) gibt es relativ breitstirnige Arten (Stirnbreite über 50% der Kopfbreite) auch in der Gattung *Cephalaeschna* in Asien sowie im Genus *Austroaeschna*, Subgenus *Pulchaeschna*, in Australien. Selbst *Brachytron* hat eine relative Stirnbreite von 53-54%. *Dendroaeschna* und *Gynacanthaeschna* scheinen nur die Extremwerte eines evolutiven Trends zur Breitstirnigkeit unter den Panbrachytronoda tax.nov. anzuzeigen. Erst eine Inspektion der Exuvien von *D. conspersa* brachte eine Lösung des Problems ihrer phylogenetischen Position. Die reifen Larven haben „Knopfaugen", d. h. Augen mit einem stecknadelkopf-artig vorgewölbten Vorderteil, von TILLYARD (1916) als „prominent eyes" bezeichnet. Die postorbitalen Loben tragen je einen Lateraldorn („projecting lateral spine"). Das eher schmal und hoch wirkende Abdomen hat einen über die Endsegmente 8-10 verlaufenden Längskiel, der über den hinteren Segmentkanten jeweils einen kleinen Höcker bildet. Der kurze Epiproct wirkt wie stumpf abgeschnitten („truncate"), wobei unter stärkerer Vergrößerung mitunter zwei winzige Außenzähnchen und 1-2 mediane Höckerchen zwischen ihnen sichtbar werden. In allen diesen apomorphen Merkmalen sind die *Dendroaeschna*-Larven nicht nur von den Telephlebioda tax.nov. (s. Kap. 3.3.) verschieden, sondern sie stimmen – zu unserer Überraschung – auch Punkt für Punkt mit den Brachytroninae s. nov. überein, deren Imagines von Gattung zu Gattung ansonsten sehr unterschiedlich gebaut sind. „Knopfaugen", Abdominalkiel, stumpf „abgeschnittener" Epiproct: keines dieser Merkmale gibt es bei den übrigen Aeshnodea. Wenn man noch die Position des ax2 über der Mitte des Diskoidaldreiecks bei *Dendroaeschna* und den Brachytroninen hinzurechnet sowie die Ähnlichkeit im Bau der „dentigerous plate" der Weibchen beider Taxa (randliche Bedornung, oft ein Paar vergrößerter Stachel in seitlich-terminaler Position), so bleibt nur der Schluss, *Dendroaeschna* als das gondwanische Adelphotaxon der holarktisch-orientalischen Brachytroninae s.nov. zu akzeptieren. In diesem Kontext erscheint die abdominale „Taille" der *Dendroaeschna*-Männchen als ein plesiomorphes, das Vorhandensein von mrq im Geäder der Imagines als ein sekundär apomorphes Merkmal.

Austrophlebia ist nicht nur durch ihre besondere Körpergröße, sondern auch durch ein extrem dichtes Geäder ausgezeichnet, wobei die Annahme zulässig ist, dass beide Phänomene in einem ursächlichen Zusammenhang stehen. Das Bemerkenswerte an dieser Gattung ist, dass sie trotz der Verdichtung des Maschennetzes einschließlich des „Einzuges" zahlreicher zusätzlicher Queradern (anq, pnq, caq; Taf. 9) zwei Apomorphien beibehalten hat: Keine mrq (Synapomorphie der Austroaeschninae), und keine Doppelzellreihe zwischen IR2 und Rspl rsp. zwischen MA und Mspl. Dieser Umstand ist bemerkenswert, weil evolutive Rückgriffe auf „alte", d. h. genotypisch „abgeschaltete", aber im Genom durchaus noch vorhandene Muster z. B. bei großwüchsigen gynacanthinen Aeshniden nicht selten vorkommen.

Kaum geringer als im Falle von *Dendroaeschna* sind die Probleme mit der Bestimmung der phylogenetischen Position von *Acanthaeschna victoria*, der wohl seltensten Art unter den brachytroninen Aeshniden Australiens. Wegen des kissenförmig aufgewölbten (prominenten) Vertex scheint sie zu den Telephlebiiden zu gehören. Wegen der synapomorphen Übereinstimmungen mit der *Austrophlebia/Dromaeschna/Austroaeschna*-Gruppe in einigen Geädermerkmalen (verkürzter IR1 mit entsprechend zurückgesetzter Zelldoppelreihe, voll ausgebildetes Tspl) sowie wegen des kurzen gewölbten Appendix inferior mit erhöhten Seitenkanten erscheint sie im nachstehend offerierten Phylogramm (Abb. 55) als Adelphotaxon der genannten Kronengruppe. Außerdem zeigen die Genera dieser Gruppe gemeinsam mit den Notoaeschnini und *Acanthaeschna* die apomorphe Version der IR2-Gabel (ihre symmetrische Variante) und auch die häufig vergrößerten larvalen Paraglossen. Doch wenn man bedenkt, dass die genannten Synapomorphien des Geäders ebenso wie eine Vergrößerung der larvalen Paraglossen innerhalb der brachytroninen Aeshniden mehrfach unabhängig hervorgebracht wurden, muss zugegeben werden, dass die hier erwogene Position von *Acanthaeschna* allein mit dem „parsimony principle" nicht sicher begründet werden kann. Die Zweifel an der Einordnung der Gattung in die Austroaeschninae werden durch eine Häufung von plesiomorphen Strukturen vergrößert: ax2 steht lediglich im Vorderflügel, nicht jedoch im Hinterflügel proximal vom Innenwinkel des Diskoidaldreiecks, die ventralen Fortsätze der Hamuli anteriores zeigen keine Spuren von Behaarung, die Larven haben einen gegabelten Epiproct und tragen „noch" Setae auf den Labialpalpen. Außerdem fehlt jede Andeutung eines Occipital-Zapfens, der ansonsten zumindest bei je einer Gattung der drei Telephlebiiden-Subtaxa (Telephlebiinae, Notoaeschnini, Austroaeschnini) gefunden wird. Es ist nicht die einzelne Plesiomorphie, die Bedenken aufkommen lässt, nachdenklich stimmt vielmehr der Umstand, dass gleich mehrere „reversals" zu ursprünglicheren Merkmalausprägungen angenommen werden müssen, um *Acanthaeschna* als Angehörige der australischen Telephlebiiden zu legitimieren.

In der nachfolgenden sequenziellen Auflistung der Aut- und Synapomorphien der Telephlebiiden fehlt

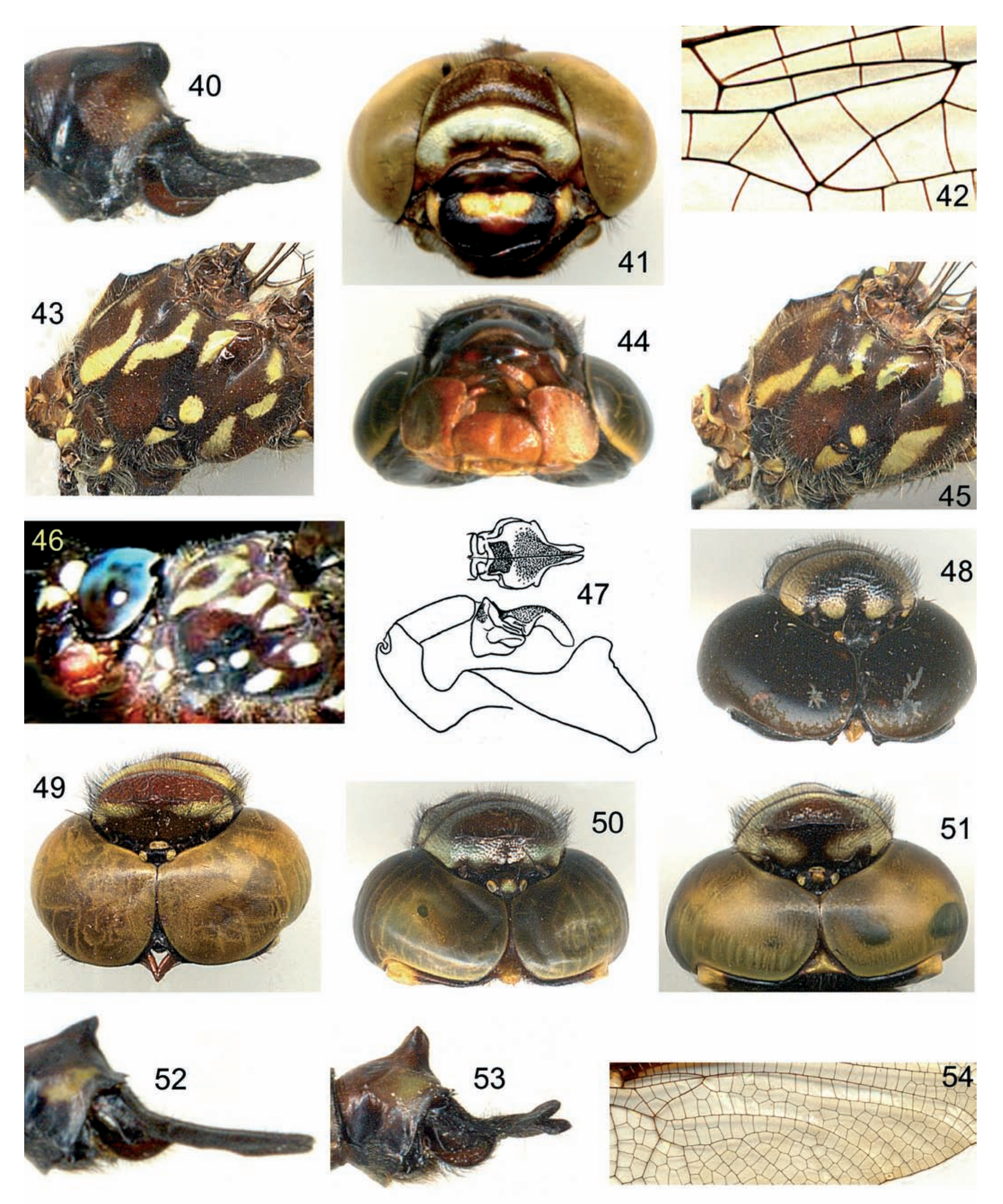


Abb. 40-54: (40-53) *Austroaeschna*: (**40**) *A. atrata* ♂, Abdomenende, dorsal; (**41**) *A. hardyi* ♂, Kopf, frontal; (**42**, **43**) *A. flavomaculata* ♂: (**42**) Vorderflügel; (**43**) Thorax, lateral; (**44**, **45**) *A. parvistigma* ♀: (**44**) Kopf, ventral; (**45**) Thorax, lateral; (**46**, **47**) *A. sigma* ♂: (**46**) Kopf and Thorax, lateral; (**47**) Penoid, lateral, und Endglied, ventral; (**48**) *A. anacantha* ♂: Kopf, dorsal; (**49**) *A. muelleri* ♀, Kopf, dorsal; (**50**) *A. subapicalis* ♂, Kopf, dorsal; (**51**) *A. atrata* ♂, Kopf, dorsal; (**52**) *A. sigma* ♂, Abdomenende, lateral; (**53**) *A. subapicalis* ♂, Abdomenende, lateral; (**54**) *Telephlebia godeffroyi* ♂, Hinterflügel.

Dendroaeschna, weil wir als sicher annehmen, dass sie zu den Brachytroniden gehört (Kap. 3.3.). Die verbleibenden Gattungen werden zu den Telephlebiidae s.nov. verbunden. Mit der hier vorgenommenen Einbindung von *Acanthaeschna* ist deren Monophylie fraglich. Ohne *Acanthaeschna* erscheinen die Telephlebiidae allein wegen des Occipital-Zapfens als ein hinreichend beglaubigtes Monophylum.

Aut- und Synapomorphien der Telephlebiidae s.nov.

1. Telephlebiidae
Vertex erhaben (mit kissen- bis kegelförmiger Prominenz)
Occipital-Zapfen vorhanden (Abb. 15, 49, 50, 56)
Dorsalhöcker in der distalen Hälfte von Abdominalsegment 10 der Männchen (Abb. 40, 52, 53)

2. Telephlebiinae
transnodale „Subcosta“ (Abb. 2)
erhöhte Anzahl von mrq and caq; anq proximal ax1
Flügelspitzen stumpfrund (Abb. 59)
Schaft des Penoids beträchtlich länger als sein Endglied (Abb. 57)
Antennen der Larven nur mit 5 oder 6 Segmenten
Larvaler Epiproct ventrad gekrümmt (Abb. 5)
Abdominalsegment 10 reifer Larven beider Geschlechter mit Dorsalhöcker (Abb. 5)

2.1. *Telephlebia*
Geädernetz verdichtet
braune Flügel-Fascien oder -Flecke (Taf. 1-3)
Pterostigma verlängert
Diskoidaldreieck im Vorderflügel verschmälert
Stirn schmal, mitten zugespitzt (Abb. 4)
Appendices superiores (Männchen) schmal, mit schwachem lateralem Kiel (Abb. 58)

2.1.1. *T. cyclops*-Gruppe
Appendices superiores (Männchen) fast gerade und cylindrisch (Abb. 58)
Cerci reifer Larven verlängert und mit stumpfem Apex

2.1.1.1. *T. cyclops*
Flügel-Fascien in Flecken aufgelöst (Taf. 1 oben)

2.1.1.2. *T. godeffroyi/brevicauda*
Occipital-Zapfen reduziert
Dunkler Fleck auf der Stirnoberseite verbreitert (Abb. 4)

2.1.1.2.1. *T. godeffroyi*
Flügel im Spitzenteil verschmälert (auf Höhe der 80%-Marke der Flügellänge beträgt die Breite nur 20-22% der Länge, bei *T. cyclops* und *T. brevicauda* jedoch 24-25%; analoge Verhältnisse bei *T. tillyardi*)

2.1.1.2.2. *T. brevicauda*
Appendices superiores (Männchen) verkürzt

2.1.2. *T. tillyardi*-Gruppe
Abdominalsegment 4 in beiden Geschlechtern tailliert (Abdomen mit doppelter Taille) (Taf. 2 unten, 3 oben)
Appendices superiores (Männchen) nach außen zugespitzt

2.1.2.1. *T. tillyardi*
Flügel-Fascien auch das Supratriangulum überdeckend (Taf. 2 unten)
basiventraler Vorsprung der Appendices superiores (Männchen) betont eckig

2.1.2.2. *T. tryoni/undia*
Occipital-Zapfen reduziert
Dorsalhöcker auf Segment 10 verkleinert
Appendices superiores (Männchen) verkürzt

2.1.2.2.1. *T. tryoni*
Dorsalhöcker auf Abdominalsegment 10 (Männchen) flach und mit verlängerter Basis (Taf. 3 oben)
Pterostigma auffallend verlängert (Taf. 3 oben; Abb. 59)

2.1.2.2.2. *T. undia*
Fascien bis auf je einen basalen und nodalen Fleck reduziert (Taf. 3 unten)

2.2. *Antipodophlebia asthenes*
Körpergröße stark verringert (Vorderflügellänge ca. 35 mm)
Analdreieck 3-zellig
Membranula reduziert

3. Austroaeschninae
IR2-Gabel symmetrisch
Doppelzellenreihe zwischen RP1 und RP2 verkürzt (erst kurz proximal des Pterostigmas einsetzend)
keine mrq (Atavismen kommen vor)
Analdreieck 3-zellig (parallel *Antipodophlebia*)

4. Notoaeschnini trib.nov. (Typusgattung: *Notoaeschna* TILLYARD, 1916; einschließend die Genera *Notoaeschna* TILLYARD und *Spinaeschna* THEISCHINGER)
mrq reduziert
MP erreicht die Flügelkante auf Nodus-Niveau
Vertex mit rundem Höcker
spezialisierte Hamuli anteriores (Abb.60 b)
Supraanalplatte der Weibchen mit deutlichem Mitteldorn (Abb. 8, 10)
Antennen der Larven 6-gliedrig
larvale Epi- und Paraprocte bestachelt (Abb. 61)
larvaler Epiproct verkürzt (parallel zu *Dendroaeschna*)
Beine der Larven sehr lang

4.1. *Notoaeschna*
Larven mit mediodorsalen Abdominalstacheln (Taf. 7 oben links)
Profemur der Larven mit Basaldorn

larvales Prämentum kurz und breit, Palpen ohne Endhaken (Abb. 9)

4.1.1. *N. sagittata*
Occipital-Zapfen des Weibchens massiv und kegelförmig
Abdominalsegment 10 des Männchens verschmälert (Taf. 5 oben)

4.1.2. *N. geminata*
Appendix inferior (Männchen) stark gewölbt und tief (Taf. 5 unten)
helle Zeichnungselemente des Kopfes und der Vorderseite des Thorax reduziert

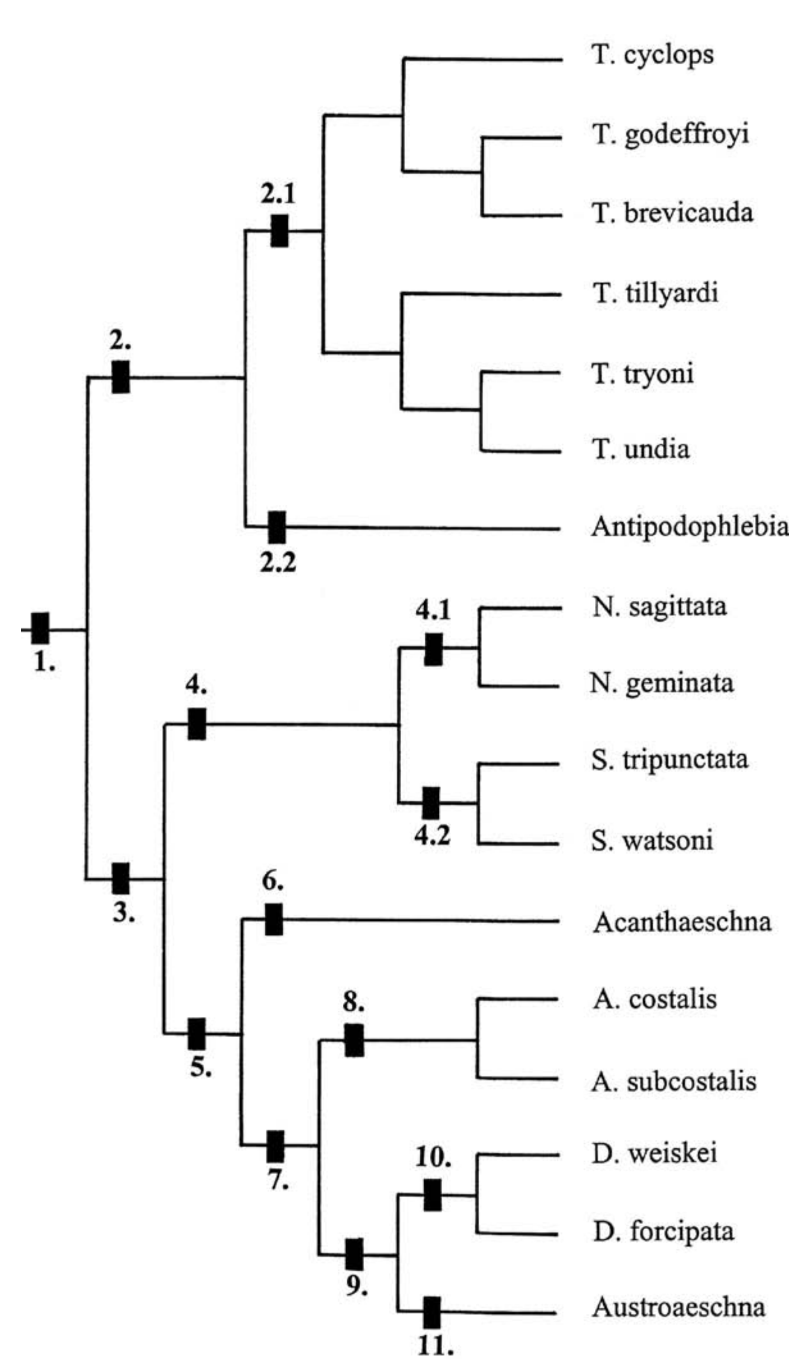


Abb. 55: Phylogramm der Telephlebiidae.

4.2. *Spinaeschna*
Pterostigma der Männchen dunkel, der Weibchen hell (Taf. 6 oben; parallel zu *Austroaeschna*)
Anale Appendices des Weibchens sehr lang (Taf. 6 oben; Abb. 10)
Larven mit drei Prothorax-Fortsätzen
larvales Mesoprocoxale mit ausgprägter hakenartiger Basis

4.2.1. *S. tripunctata*
ventraler Zahn an den Appendices superiores (Männchen) stark ausgeprägt (Abb. 62)

4.2.2. *S. watsoni*
Occipital-Zapfen des Weibchens vergrößert
helle Abdominalflecken verkleinert (Taf. 6 unten)

5. Austroaeschnini
voll ausgebildete, parallel MA verlaufende Tspl (Taf. 8-14, 15 unten -20)
Appendix inferior kurz, mit erhöhten Seitenkanten und stark gewölbt (Abb. 29, 30, 40, 52, 53)
angehobenes, ab Mitte bis zur Hinterkante erhöhtes Occipitale

6. *Acanthaeschna victoria*
Äste der IR2-Gabel distal divergierend
RP3/4 zum Flügelhinterrand gebogen (Taf. 8 oben)
akzessorische Rspl (Rspl2) in beiden Flügelpaaren (Taf. 8 oben)
Flügelspitzen stumpf-rund (Taf. 8 oben)

7. *Austrophlebia/Dromaeschna/Austroaeschna*-Gruppe
Vertex-Höcker nach vorn oben zugespitzt (Abb. 63)
Paraglossen der Larven vergrößert (Abb. 17)
keine Setae auf den larvalen Labialpalpen

8. *Austrophlebia*
sekundär verdichtetes Geädernetz (Taf. 9)
braune Fascien entlang des Flügel-Vorderandes (Taf. 9)
Aphantochromie (Taf. 9)

8.1. *A. costalis*
braune Flügel-Fascien sehr stark getönt (Taf. 9 oben)

8.2. *A. subcostalis*
Appendix inferior (Männchen) leicht verbreitert
Weibchen mit weniger Randzähnchen an der Subanalplatte
larvales Prämentum verbreitert (Index < 1.4)

9. *Dromaeschna/Austroaeschna*
obere Postgenae-Kiele beiderseits des Occipitale von der Augenhinterrand-Kante separiert (s. Abb. 14)
Postocular-Zipfel mehrfach exprimiert (Abb. 15, 48, 49)
Penoid-Endglied mit deutlichen Feldern von Mikroborsten (Abb. 47, 64)

10. *Dromaeschna*
im Vorderflügel nur vereinzelt Doppelzellen zwischen RP3/4 und MA (Taf. 10 oben)
Analdreieck relativ schmal (nur 29-30% der Distanz zwischen Innenwinkel des Analdreiecks und caudalem Winkel des Diskoidaldreiecks)
Vertex-Spitze verkleinert
imaginales Labrum ganz oder fast ganz schwarzbraun (Abb. 65)
Thorax-Streifen grün (Taf. 10)
Abdomen gestreckt infolge Verlängerung des 3. Segments auf 93-95% der Kopfbreite
Basalhöcker der Appendices superiores distad verschoben

10.1. *D. weiskei*
keine Spur von Postocular-Zipfeln
Aphanthochromie (nur Thoraxstreifen grün; Taf. 10 unten)
nur abdominale MD erkennbar

10.2. *D. forcipata*
Appendices superiores (Männchen) stark einwärts gebogen (Taf. 10 oben)
Humeral- und Metastigmalstreif sekundär komplett (Taf. 10 oben)

11. *Austroaeschna*
nur 2-3 caq (Taf. 11-14, 15 unten-20)
Männchen mit nur 1 Paranalzelle (Abb. 66)
Analschleife nur mit 5 (selten 6-7) Zellen
Pterostigma der Männchen dunkel, der Weibchen hell (Parallele zu *Spinaeschna*)
Appendix inferior (Männchen) nur halb so lang wie Segment 10, meistens kürzer (Abb. 52, 53)
unpaare mediodorsale „Signalflecken" in mehreren Subtaxa (Taf. 11-14, 15 unten, 16,17)

3.3. Die Telephlebiidae im System der Euaeschnida Bechly, 1996

Wegen der Übereinstimmungen im Merkmal „ax2 auch im Hinterflügel auf dem Niveau des Basalwinkels des Diskoidaldreiecks oder proximal von ihm" kamen *Boyeria* und die asiatischen Telephlebiiden sensu Bechly, 1996 (nachfolgend als Boyeriidae s. et stat.nov. bezeichnet) von vornherein als mögliche nahe Verwandte der australischen Taxa (jetzt Telephlebiidae) in Betracht. Da jedoch eine proximad versetzte ax2 im Vorderflügel auch bei *Allopetalia* festgestellt und zuvor bereits von Bechly et al. (2001) bei *Eumorbaeschna* vermutet und von den fossilen Gomphaeschnaoidinae beschrieben worden war, führte die Untersuchung des Wandels der ax2-Position zu einer Beschäftigung mit der Gesamtheit aller Euaeshnida. Analoge Vergleiche galten den wechselnden Positionen des Tspl bezüglich Mspl, der Ausmündung des MP am Flügelrand in Relation zur Nodus-Position sowie den Variationen in der Anzahl der akzessorischen basalen Queradern (anq, pnq, mrq, caq).

Im Verlaufe dieser Studien wurden einige weitere phylogenetisch interessante Merkmale gefunden, deren Interpretation zum Entwurf des hier zu offerierenden Systems wesentlich beitrug. Es weicht in einigen Punkten von den Entwürfen Bechly's ab, versteht sich jedoch als deren Vertiefung und Ausgestaltung.

Zu den von Bechly hypothetisierten Autapomorphien der Euaeshnida sei das Merkmal „Außenseite des Analdreiecks gerade (nicht eingedellt)" hinzugefügt (vergl. diesbezügliche Textfiguren bei Bechly et al. 2001). Mit den Panaeshnodea tax.nov. (s. unten) tritt als neues Merkmal im Vorderflügel ein gegabelter CuA in Erscheinung, mit einem zwischen zwei Zellreihen in Richtung Flügelbasis verlaufenden Hinterast (Abb. 1), der von allen Subtaxa beibehalten wird. Ab den Aeshnodea Bechly, 1996, existiert als weitere Autapomorphie eine kurze, meist gerade Längsader (IR1) in der Flügelspitze zwischen RP1 und RP2 (Abb. 1). Sie tritt gewissermaßen an die Stelle des reduzierten „Pseudo-IR1", der unter dem Pterostigma von RP1 abzweigt. Letzterer fehlt „schon" den rezenten Gomphaeschniden, doch sie haben auch „noch" keinen IR1. Wegen des steiler gestellten, mehr in die Position einer caq gebrachten PsA stößt die innere Randader der zudem verbreiterten Analschleife nun proximal der PsA auf die Analis (Parallele bei *Gomphaeschna*).

Das die Aeshniden vor allen anderen Anisoptera auszeichnende Merkmal der Interradius-Gabel („IR2-fork") ist keine strenge Autapomorphie der Aeshnodea, sondern eine mehrfach exprimierte „underlying synapomorphy". Während einzelne Individuen von *Allopetalia*, *Basiaeschna* und *Oplonaeschna* allenfalls Andeutungen einer asymmetrischen IR2-Gabel zeigen, ist eine solche Variante (durchlaufender IR2 mit nach vorn abbiegendem schwächerem Gabelast) bei *Boyeria*, *Racenaeschna* Calvert, 1958, *Telephlebia* und einigen Gattungen der Aeshnidae s.nov. ausgebildet (Abb. 59). Sie stellt offenbar den urtümlicheren Typus dieser Gabel dar, aus der in mehreren Aeshnodea-Subtaxa symmetrische IR2-Gabeln mit primärer Junktion hervorgegangen sind (Bechly 1996). Auch von dieser Konfiguration kommen sekundäre Abwandlungen vor, insbesondere sekundär asymmetrische mit durchlaufendem Vorder- und abzweigendem Hinterast.

Ein Grundmuster-Merkmal der Euaeshnida, das „Auftreffen des MP auf den Flügelhinterrand deutlich distal der Nodus-Position" wird in einigen Subtaxa von seiner apomorphen Variante („MP-Mündung auf Nodus-Niveau") abgelöst (Taf. 5, 6). Dieser Merkmalzustand ist jedoch zu sporadisch exprimiert, um von einer

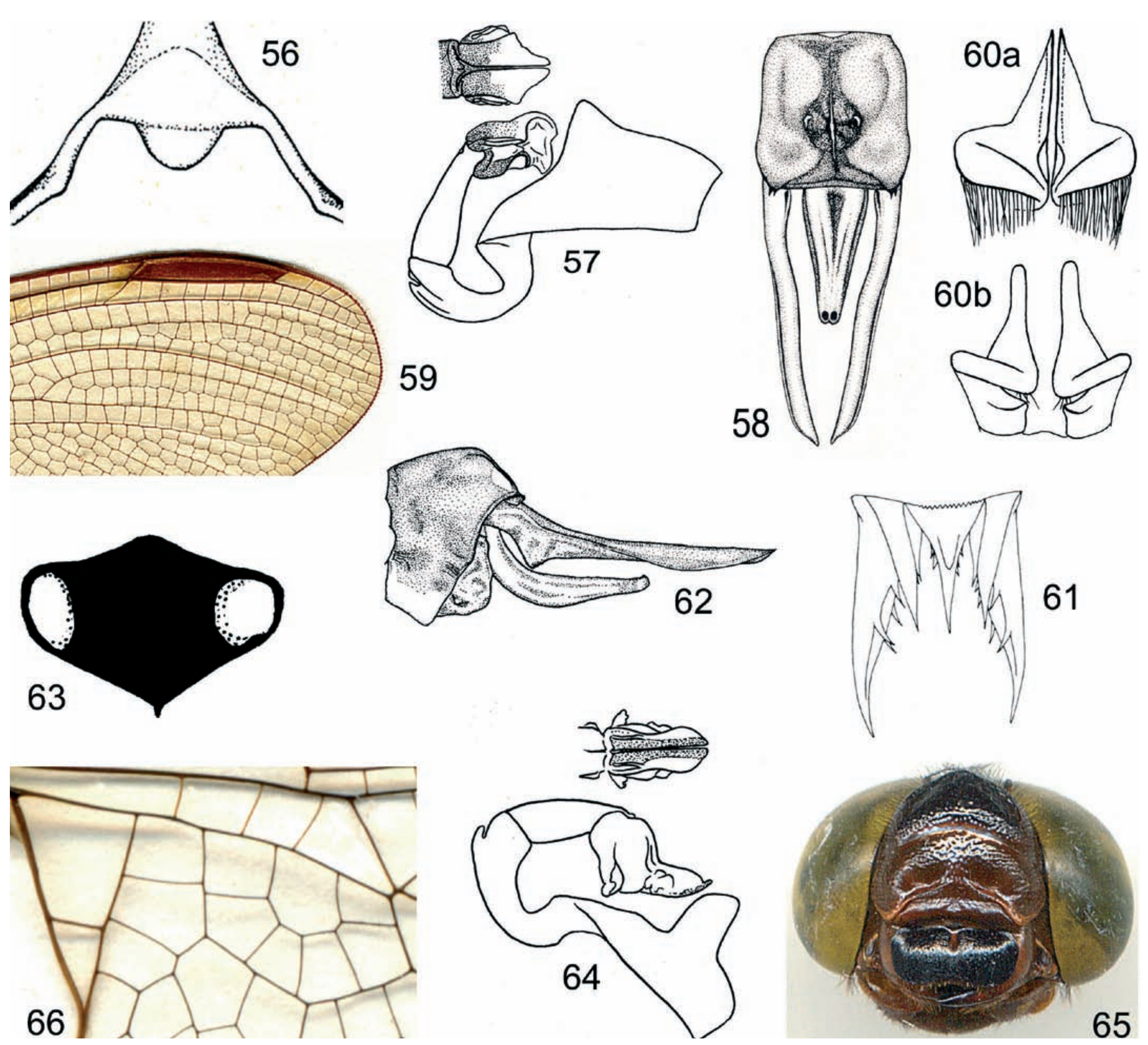


Abb. 56-66: (**56-59**) *Telephlebia*: (**56**) *T. tillyardi* ♀, Occipitale, dorsal; (**57**, **58**) *T. godeffroyi* ♂: (**57**) Penoid, lateral, und Endglied, ventral; (**58**) Abdomenende, dorsal; (**59**) *T. tryoni* ♂, Vorderflügel; (**60**) Hamuli anteriores ♂: (**a**) *Austroaeschna parvistigma*; (**b**) *Notoaeschna sagittata*; (**61**, **62**) *Spinaeschna tripunctata*, Adomenende: (**61**) ♀ Larve, dorsal; (**62**) ♂, lateral; (**63**) *Austroaeschna obscura* ♂, Vertex, dorsal; (**64**, **65**) *Dromaeschna forcipata* ♂: (**64**) Penoid, lateral, und Endglied, ventral; (**65**) Kopf, frontal; (**66**) *Austroaeschna obscura* ♂, Hinterflügel.

„underlying synapomorphy" sprechen zu können. Er findet sich bereits bei *Paramorbaeschna* BECHLY et al., 2001, dann bei den rezenten Gomphaeschninae s.nov., bei allen Aeshnidae s.nov. und den meisten Gynacanthidae s. et stat. nov. sowie schließlich bei den australischen Taxa *Dendroaeschna* und Notoaeschnini trib. nov. Bei jenen Gynacanthiden, die die plesiomorphe Variante des Merkmals rekapitulieren, handelt es sich interessanterweise um großwüchsige Spezies von *Gynacantha* RAMBUR, 1842 und *Neuraeschna* HAGEN, 1867, die, abgesehen von mrq, neben der proximalen auch die distale „Lestiden-Schrägader" reproduzieren, welche ansonsten allen Angehörigen der Neoaeshnida fehlt.

Für das gestaltreiche neue Taxon der Panbrachytronoda (s. unten) ist ein Kamm dichtstehender Sensillen auf den ventralen Fortsätzen der Hamuli anteriores eine charakteristische Autapomorphie (Abb. 60a). Ursprünglich ist ein spärlich-diffuser Besatz dieser Fortsätze mit feinen Härchen. Dürftig behaarte bis fast nackte ventrale Hamularfortsätze gibt es infolge Reduktion des Sensillenkammes auch in einzelnen Gattungen dieses Monophylums (*Acanthaeschna*, *Allopetalia*, *Brachytron*, *Nasi-*

aeschna, *Tetracanthagyna*, *Notoaeschna*, *Spinaeschna*). Alle Arten der Panbrachytronoda sind ferner dadurch ausgezeichnet, dass Tspl stets parallel zu Mspl verläuft (wie schon im Falle der fossilen Gomphaeschnaoidini).

Die Tendenz zur Wiederherstellung einer ax2-Position proximal vom Innenwinkel des Diskoidaldreiecks (als ein „reversal" des Grundmuster-Merkmals der Neoaeshnida) hat sich, stammesgeschichtlich betrachtet, allmählich durchgesetzt. Im Bereich der nicht aufgelösten Trichotomie innerhalb der Telephlebioda zeigen die Genera *Limnetron* und *Planaeschna* individuell des öfteren im Vorderflügel eine ax2 über oder in der unmittelbaren Nähe des Innenwinkels des Flügeldreiecks (statt über dessen Mitte); bei *Allopetalia* ist eine Position proximal des Innenwinkels erreicht, die dann sowohl im Falle der Telephlebiidae (mit Ausnahme von *Acanthaeschna*) als auch bei den Allopetalioidea s. et stat.nov. nicht nur für die Vorderflügel gilt, sondern mehr oder minder deutlich auch auf die Hinterflügel „übergegriffen" hat.

Für die Verknüpfung von *Allopetalia*, *Boyeria* und der Caliaeschninae zu den Allopetalioidea erachten wir – wie bereits VON ELLENRIEDER (2002) – die Existenz eines paarigen Flagellums, das vom ventralen Lobus des Endgliedes der Vesica spermalis ausgeht, als Synapomorphie. Bei aller Unsicherheit in der systematischen Bewertung der Flagella und Cornua der Aeshniden, die wir mit der zitierten Autorin teilen, ist anzunehmen, dass sie von den Flagella der Notoaeschnini (Ursprung am ventralen (oberen) Ende der medianen Loben des „Penoids") qualitativ verschieden sind.

Der Erörterung weiterer Details unseres Aeshniden-Systems muss eine sequenzielle Auflistung der beteiligten Taxa vorangestellt werden, um Eindeutigkeit und Übersicht herzustellen. Wir bedauern die in mehreren Fällen notwendig gewordene Einführung neuer Taxon-Namen, möchten jedoch zugleich betonen, dass sie mehrheitlich nur im Kontext phylogenetischer Überlegungen von Belang sind. Wie bereits im Falle des *Austroaeschna*- und Telephlebiiden-Systems wurde vermieden, „höherrangige" Kategorialnamen für einzelne Gattungen zu geben, die denen ihrer Adelphotaxa rangmäßig entsprochen hätten (Beispiel: *Allopetalia* als Schwestergruppe der Boyeriidae). Die phylogenetische Position eines Taxons ist allein (doch dafür eindeutig) aus der hierarchisch-enkaptischen Sequenz der Monophyla ablesbar. Die gebräuchlichen und vertrauten nominalen Kategorialbegriffe der Taxonomie zur Kennzeichnung hierarchischer Subordination (z. B. Aeshnoidea – Aeshnidae – Aeshninae –Aeshnini) reichen meistens nicht aus, alle Subtaxa eines phylogenetischen Systems zu benennen.

Die Hierarchie der Monophyla der Euaeshnida

1. Euaeshnida BECHLY, 1996
  2. *Eumorbaeschna* BECHLY et al., 2001
  3. Neoaeshnida BECHLY, 1996
    4. Gomphaeschnaoidinae BECHLY et al., 2001
    5. Panaeshnodea tax.nov.
      6. Gomphaeschnidae s.nov.
      7. Aeshnodea BECHLY, 1996
        8. Aeshnoidea LEACH, 1815; s.nov.
        9. Panbrachytronoda tax.nov.
          10. Brachytronidae COCKERELL, 1913; s.nov.
            10.1. *Dendroaeschna* TILLYARD, 1907
            10.2. Brachytroninae COCKERELL, 1913; s.nov.
              10.2.1. *Tetracanthagyna* SELYS, 1883
              10.2. 2. Brachytronini COCKERELL, 1913; s.nov.
          11. Telephlebioda tax.nov.
              12a. *Limnetron* FÖRSTER, 1908
              12b. *Planaeschna* MCLACHLAN, 1896
              13. Eutelephlebioda tax.nov.
                14. Telephlebiidae COCKERELL, 1913; s.nov.
                15. Allopetalioidea COCKERELL, 1913; s. et stat.nov.
                  16. *Allopetalia* SELYS, 1873
                  17. Boyeriidae COCKERELL, 1913; s. et stat.nov.
                    18. *Boyeria* MCLACHLAN, 1896
                    19. Caliaeschninae BECHLY, 1996; s.nov.

Zu bestimmten Taxa dieser Euaeshnida-Hierarchie ergeben sich noch einige Bemerkungen. Entgegen der Ansicht von BECHLY nehmen wir an, dass die rezenten Gomphaeschninae sensu BECHLY et al., 2001 nicht die Schwestergruppe der fossilen Gomphaeschnaoidinae sind, sondern als Gomphaeschnidae s.nov. das Adelphotaxon der Aeshnodea darstellen. Mit letzteren teilen sie den gegabelten CuA, die Anwesenheit von 2 und mehr anq zwischen ax1 und ax2 und von Queradern im Supratriangulum sowie die Abwesenheit eines Pseudo-IR1. Andererseits zeigen die Gomphaeschnaoidini die apomorphe Variante des Tspl-Verlaufs (parallel zum Mspl) und mehrheitlich eine sehr schräg gestellte undulierende Pterostigma-Stützader. Im Falle der in beiden Taxa (fossile Gomphaeschnaoidini und rezente Gomphaeschninae) vorkommenden „Cordulegastridenlücke" dürfte es sich um Parallelismus handeln, zumal diese Lücke laut BECHLY auch außerhalb der Euaeshnida gefunden wurde. Die Gomphaeschnidae s.nov. bestehen aus den rezenten Genera *Linaeschna*, *Gomphaeschna*, *Sarasaeschna* und *Oligoaeschna*.

Das Taxon Aeshnoidea s.nov. entspricht weitgehend den Aeshninae sensu DAVIES & TOBIN, 1985; seine ranghöchsten Teilgruppen (Adelphotaxa) sind die Aeshnidae s.nov. und die Gynacanthidae s. et stat.nov. Die Aeshnidae sind die Aeshnini sensu DAVIES & TOBIN plus *Basiaeschna* und *Oplonaeschna*; die Gynacanthidae entsprechen den Gynacanthini der genannten Autoren, jedoch ohne *Limnetron* und *Tetracanthagyna*. Die Brachytronini werden von den Genera *Aeschnophlebia*, *Brachytron*, *Epiaeschna* und *Nasiaeschna* konstituiert.

Die im Phylogramm dargestellte Trichotomie der Telephlebioda tax.nov. ist im wesentlichen eine Widerspiegelung unzureichender Kenntnisse über *Limnetron*, *Racenaeschna* und *Planaeschna*. *Racenaeschna* kann das Adelphotaxon zu *Limnetron* sein (4-stachlige weibliche Subanalplatte), doch es gibt Diskrepanzen (*Racenaeschna*-Larven mit apomorph einspitzigem Epiproct laut DeMarmels in litt., Imagines mit plesiomorph asymmetrischer IR2-Gabel; jeweils gegenteilige Verhältnisse bei *Limnetron*). Für eine vertretbare Bestimmung der phylogenetischen Position der Gattung fehlen immer noch die Männchen. Aus diesem Grund erscheint *Racenaeschna* nicht im Phylogramm der Euaeschnida (Abb. 67). Der Vollständigkeit halber sei angemerkt, dass die Gattung in den von VON ELLENRIEDER (2002) veröffentlichen Cladogrammen als Mitglied der Aeshnodea aufgelistet ist. *Planaeschna* war uns materiell nur durch Exemplare von *P. milnei* zugänglich. Die publizierten Beschreibungen von Imagines und Larven vermitteln ebenfalls ein widersprüchliches Bild: apomorphe symmetrische IR2-Gabeln und nur eine Zellreihe zwischen IR2 und Rspl rsp. MA und Mspl (parallel zu den Telephlebiiden), plesiomorph zweizipfelig gegabelte larvale Epiprocte, plesiomorphe Gelb/Schwarzfärbung der Imagines wie bei den asiatischen *Boyeria*-Spezies.

Aut- und Synapomorphien der Euaeshnida

1. **Euaeshnida**
   postdiskoidale Zellen in drei Reihen
   deutlich schräg gestellte Pseudo-Analis (PsA)
   keine caq
   MP trifft distal der Nodus-Position auf den Flügelhinterrand
   (die obgenannten Charaktere sind Grundmuster-Merkmale)
   distale Seite des Diskoidaldreiecks mit leichtem Knick (Ansatzpunkt des Tspl)
   Analdreieck mit gerader statt sigmoider Außenkante
   ax2 im Vorderflügel über dem Basalwinkel des Diskoidaldreiecks
   (die letztgenannten Merkmale sind Autapomorphien)
2. ***Eumorbaeschna***
   Subdiskoidaldreieck im Hinterflügel meistens 2-zellig
   undeutliches Tspl in Mspl fortgesetzt
   ax2-Position über dem Basalwinkel des Diskoidaldreiecks im Vorderflügel wahrscheinlich
3. **Neoaeshnida**
   Rspl zweigt im stumpfen Winkel bogig vom RP2 ab
   RP3/4 und MA nicht undulierend
   Mspl voll ausgeprägt
   Tspl in Mspl fortgesetzt
   im Supratriangulum keine Queradern
   distale „Lestiden-Schrägader" reduziert
   postdiskoidale Zellen in 2 Reihen (häufige „reversals" zur 3-Reihigkeit)
4. **Gomphaeschnaoidinae**
   Pterostigma-Stützader sehr schräg gestellt und leicht undulierend
   nur 1 anq zwischen ax1 und ax2

4.1. *Paramorbaeschna*
   MP erreicht den Flügelhinterrand auf Nodus-Niveau (Parallele zu den Aeshnoidea stat.nov.)
   zwischen MA und Mspl 2 Zellreihen

4.2. Gomphaeschnaoidini (ohne *Paramorbaeschna*)
   Tspl parallel Mspl verlaufend
   Pterostigma-Stützader sehr schräg gestellt
   distale Paranalzelle axial verlängert

5. **Panaeshnodea**
   CuA im Vorderflügel gegabelt und mit Ast in Richtung Flügelbasis
   Queradern im Supratriangulum
   Pseudo-IR1 reduziert
   mindestens 2 anq zwischen ax1 und ax2 (seltene sekundäre Reduktionen auf 1 anq)
6. **Gomphaeschnidae**
   ax2 über dem Diskoidaldreieck
   Nodus im Vorderflügel distal der halben Flügellänge
   Abdomen verjüngt (verschmälert) ab Segment 4

6.1. *Linaeschna*
   Diskoidaldreieck in Vorder- und Hinterflügel stark gestreckt
   2 postdiskoidale Zellreihen in Vorder- und Hinterflügel

6.2. Gomphaeschninae
   Analschleife 3-4-zellig, schmal und quer zur Flügelachse verlängert
   Queradern im Supratriangulum weitgehend reduziert
   „Cordulegastridenlücke" meistens vorhanden

7. **Aeshnodea**
   mehrfache Ausbildung einer IR2-Gabel (primär in asymmetrischer Form)
   IR1 als gerade Schaltader zwischen RP1 und RP2 (Abb. 1)

mrq in mehreren Taxa exprimiert, z.T. sekundär auf Atavismen reduziert
mindestens 1 akzessorische Cubitoanal-Querader (caq)
PsA in Gestalt und Stellung als distale caq erscheinend
Innenseite der verbreiterten Analschleife trifft proximal PsA auf die Analis (parallel so bei *Gomphaeschna*)
mehrfache Enstehung einer basalen Doppelzelle im Diskoidaldreieck (primär im Hinterflügel)
mehrfache Entstehung einer akzessorischen Analschleife

8. Aeshnoidea
ax2 über dem Diskoidaldreieck
CuP proximad verschoben
MP auf Nodus-Niveau ausmündend (parallel zu Gomphaeschnidae)
„Aeshnidenmulde" mehr oder minder deutlich ausgebildet

8.1. Gynacanthidae
Basalfeld verkürzt (Arculus proximad verschoben)
ausgeprägte „Kugelaugen" (parallel zu *Anaciaeschna*)

8.2. Aeshnidae (mit *Basiaeschna* und *Oplonaeschna*)
schmales Analdreieck (Parallelen bei einzelnen Gynacanthiden-Genera)
„aeshnomorpher" Hamularapparat (Hamularschleifen, Ventralfortsätze reduziert, Frontalfortsätze eingekürzt, starke Sklerotisierung)

9. Panbrachytronoda
Tspl in unterschiedlich vollkommener Ausprägung parallel Mspl verlaufend (wie bei den Gomphaeschnaoidini)
Ventralfortsätze der Hamuli anteriores mit Sensillenkamm (Abb. 60a)

10. Brachytronidae
ax2 über dem Diskoidaldreieck
IR2-Gabel symmetrisch
Pterostigma-Schrägader verschoben oder unkenntlich
reife Larven mit stecknadelkopf-artigen „Knopfaugen"
larvales Abdomen schmal und hoch
larvales Abdomen mit Mittelkiel auf den hinteren Segmenten
larvaler Epiproct stumpf („blunt"), wie mit abgeschnittener Spitze

10.1. *Dendroaeschna*
Queradern (mrq) im Medianraum
Stirn sehr breit und mit medianem Kiel (Abb. 12)
larvaler Epiproct nur halb so lang wie die Paraprocte (Taf. 21 unten)

10.2. Brachytroninae
Vertex 2-spitzig
Männchen ohne „Taille"

10.2.1. *Tetracanthagyna*
extrem kurzes Basalfeld (< 10% Vorderflügel-Länge; parallel zu Gynacanthidae)
3 postdiskoidale Zellreihen
Weibchen mit großer mehrstachliger Subanalplatte
larvaler Abdominalkiel auf Segm. 8 und 9 mit spitzen Höckern

10.2.2. Brachytronini
Pterostigma verlängert und Richtung Nodus verschoben (auf ein Niveau von 78-82% der Vorderflügel-Länge)

11. Telephlebioda
ax2 im Vorderflügel auf dem Niveau des Innnenwinkels des Diskoidalsdreiecks oder proximal davon
larvale Paraglossen in zahlreichen Subtaxa vergrößert („underlying synapomorphy")

12a. *Limnetron*
Doppelzellen zwischen IR2 und Rspl rsp. MA und Mspl partiell reduziert
Subanalplatte (Weibchen) 4-stachlig

12b. *Planaeschna*
je eine Zellreihe zwischen IR2 und Rspl sowie zwischen MA und Mspl
larvale Paraprocte verkürzt

13. Eutelephlebioda
ax2 zumindest im Vorderflügel proximal des Innenwinkels des Diskoidaldreiecks
larvaler Epiproct einspitzig (bei *Acanthaeschna* und der Mehrzahl der *Boyeria*-Spezies „noch" 2-spitzig)

14. Telephlebiidae
ax2 auch im Hinterflügel proximal des Innenwinkels des Diskoidaldreiecks (parallel zu den Boyeriidae s. et stat.nov.; Ausnahme: *Acanthaeschna*)
Rückwand des Occipitale mit Zapfen („underlying synapomorphy"; Abb.15, 22, 23, 48, 50)

15. Allopetalioidea
Endglied der Vesica spermalis mit paarigem Flagellum, von dessen dorsalem (unterem) Lobus ausgehend

16. *Allopetalia*
4-5 Zellen zwischen Analschleife und Flügelrand
2. Abdominalsegment verlängert
helle Thorax-Seitenstreifen reduziert
ventrale Fortsätze der Hamuli anteriores wulstig verkürzt

17. Boyeriidae
mrq und caq relativ zahlreich, anq proximal ax1 (parallel zu *Telephlebia*)
ax2 auch im Hinterflügel proximal des Innenwinkels des Diskoidaldreiecks (parallel zu den Telephlebiidae)

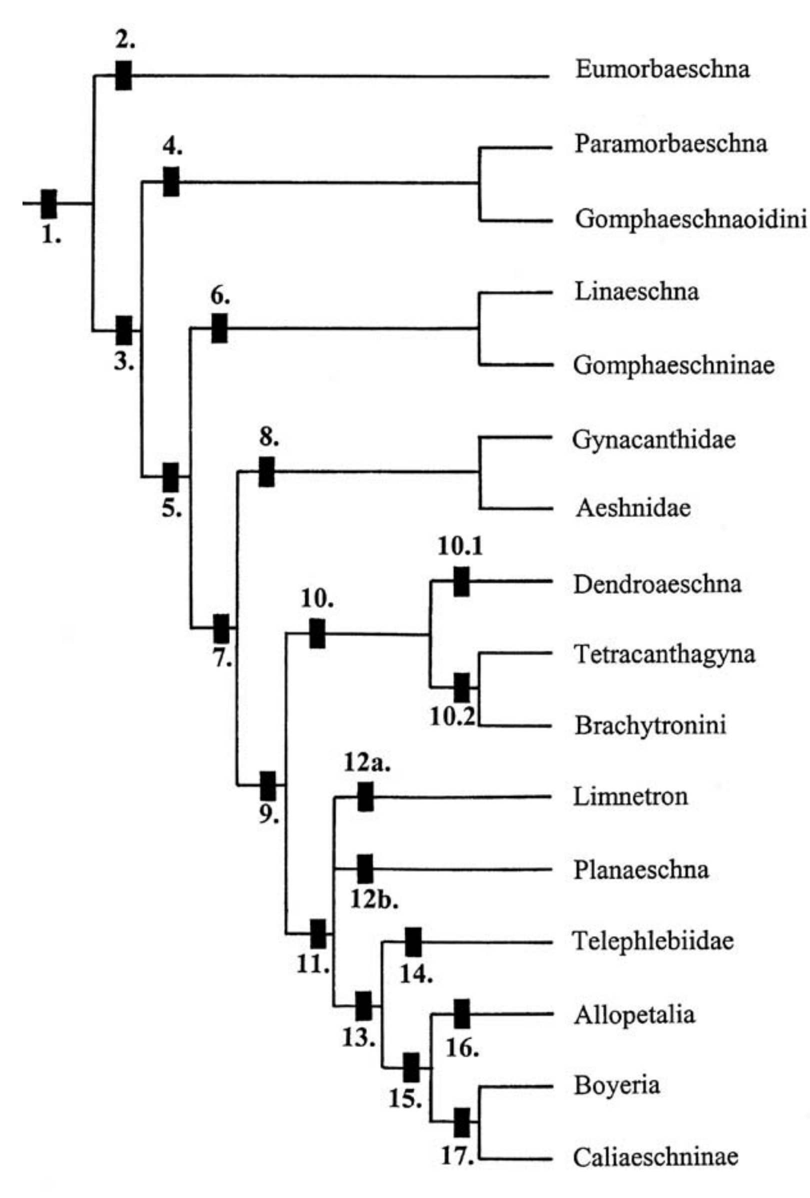


Abb. 67: Phylogramm der Euaeshnida.

18. ***Boyeria***
    sehr schmale gestreckte Diskoidaldreiecke in beiden Flügelpaaren
    larvaler Occiput eckig ausgestellt
19. **Caliaeschninae**
    CuP proximad verschoben (parallel zu den Aeshnoidea)
    querverbreiteter Hamular-Durchlass (parallel zu den Notoaeschnini; Abb. 60b)

4. Areale, ihre Orientierungen, Dimensionen nebst Verbreitungsmustern, Expansions- und Schrumpfungserscheinungen

Recht allgemein schreibt WATSON (1982) über jene Gebiete Australiens, in denen brachytronine Aeshniden (=Telephlebiidae) vorkommen: „Australia is, essentially, a warm to hot, dry continent with a narrow, relatively well-watered coastal margin. The montane eastern seaboard shows a gradient from predominantly summer rainfall in the north to predominance of anticyclonic, winter rains in the south. The south-west of western Australia is an area of winter rainfall, …“ Dem beschriebenen Scenario entprechend erstrecken sich die Areale der brachytroninen Aeshniden, von wenigen Ausnahmen abgesehen, maximal nur über die marginalen 200 km des östlichen, südöstlichen und extrem südwestlichen kontinentalen Australien und schließen Tasmanien ein.

Im ganzen nehmen die heutigen Areale den extremen Südwesten (Südwestecke Australiens), ein mehr ausgedehntes und geschlossenes, langgestrecktes Gebiet im Südosten und ein weniger geschlossenes Gebiet im Nordosten, einschließlich des definitiv tropischen Bereichs nördlich von 20° S, ein.

Die Areale aller Genera und supraspezifischen Taxa im Osten sind nord-süd orientiert, lang und schmal. Die größte Nord-Süd-Ausdehnung hat das Areal von *Austroaeschna*, gefolgt von *Telephlebia*, *Spinaeschna*, *Austrophlebia*, *Dendroaeschna*, *Notoaeschna*, *Antipodophlebia*, *Acanthaeschna* und *Dromaeschna* in dieser Reihenfolge. Art-Areale von polytypischen Gruppen erreichen nie die Gesamtausdehnung der Gruppe, wenngleich es fast in jeder eine weit, aber mehr südlich, verbreitete Art gibt.

Durch schmale nord-süd ausgerichtete Gebiete begrenzte Existenzmöglichkeiten lassen bei Änderung gewisser klimatischer Bedingungen eine gerichtete Ausdehnung von Arealen zu, die aber zunehmend anfällig sind für Unterbrechungen und Zerstückelung. So gibt es innerhalb der Areale der meisten supraspezifischen Taxa erkennbare morphologische Disjunktionen, die in ihrer Größe u. a. von der geographischen Dimension der Arealunterbrechungen und vom Ausmaß der geologischen und klimatischen Unterschiede abhängen sowie von der Landschaftsform. Ausdehnung und Unterbrechung (Schrumpfen) von Arealen, Erkennen der morphologischen Disjunktionen und die darauf folgende taxonomische Auswertung haben entscheidend zur heute bestehenden und anerkannten Diversität der australischen Fauna der Telephlebiiden/Brachytroniden beigetragen. Ähnliche Verhältnisse wurden auch bei anderen Libellenfamilien sowie bei Plecopteren und Megalopte-

ren beobachtet (WATSON & THEISCHINGER 1984; THEISCHINGER 1999, 2001).

In der Folge wird die gesamte Fauna der Telephlebiiden/Brachytroniden Australiens kurz dargestellt, wobei auf taxonomische Disjunktionen (meist auf der Ebene von Adelphotaxa der Artgruppe), deren Vorhandensein durch Arealteilung bzw. Schrumpfung verstanden werden kann, näher eingegangen wird.

Die Entfernung zwischen dem heute für das Vorkommen von Telephlebiiden/Brachytroniden geeigneten Gebiet im Südwesten und solchen Gebieten im Südosten Australiens ist sehr groß. Nur eine Art der sonst ausschließlich östlichen Gattung *Austroaeschna*, *A. anacantha* (Adelphotaxon der im Südosten weitverbreiteten *A. subapicalis/flavomaculata/parvistigma*-Gruppe), kommt in Südwestaustralien vor und dort natürlich endemisch.

Im Osten haben vor allem Kombinationen von bestimmter geographischer Breite und Höhenlage, dadurch bewirktes vergleichbares/verschiedenes Klima, und ähnlicher/unterschiedlicher geologischer Untergrund nicht nur zu bisweilen weit abgelegenen nördlichen Populationen meist südlicher Arten, sondern auch zu anderen diskussionswürdigen systematisch/taxonomisch ausgewerteten Disjunktionen geführt.

So stellt zum Beispiel das Gebiet zwischen etwa 20°S und 20.5°S die Grenze dar zwischen einer definitiv tropischen Fauna, die sich aus *Dromaeschna forcipata* und *D. weiskei* (*Dromaeschna* ist das Adelphotaxon der extrem weitverbreiteten und sogar in die Tropen vorgedrungenen Gattung *Austroaeschna*), *Austroaeschna speciosa* (sehr nahe verwandt mit der weitverbreiteten *A. unicornis*), *Austrophlebia subcostalis* (Adelphotaxon der südlich weitverbreiteten und bis in das Eungella Gebiet reichenden *A. costalis*), *Spinaeschna watsoni* (Adelphotaxon der viel weiter südlich weitverbreiteten *S. tripunctata*) und *Telephlebia tillyardi* (Adelphotaxon der beiden viel weiter südlich geographisch und wohl auch ökologisch weit voneinander getrennten Spezies *T. tryoni* und *T. undia*) zusammensetzt, und Faunen mit stärker südlicher Ausrichtung.

Die südlicheren Faunen erreichen, soweit bekannt, mit *Austroaeschna christine* (Adelphotaxon der viel weiter südlich weitverbreiteten *A. sigma*) und *A. eungella* (Adelphotaxon der viel weiter südlich weitverbreiteten *A. pulchra*), *Austrophlebia costalis* (s. oben) und *Telephlebia cyclops* (das Eungella Gebiet ist der nördlichste Fundplatz dieser generell viel weiter südlich verbreiten Art) ihre maximale Nordausdehnung im Eungella Gebiet und in Jaxut.

Bedeutend weiter südlich (ca 23°S-24°S) liegen zwei weitere, ziemlich isolierte und von Telephlebiiden/Brachytroniden bewohnte Berggruppen, Blackdown Tableland und Carnarvon Range/Salvator Rosa. Im Blackdown Tableland erreicht möglicherweise *Austroaeschna pinheyi* (Adelphotaxon der nahe der Grenze zwischen Queensland und New South Wales anschließenden *A. unicornis*) wahrscheinlich als einzige dort vorkommende Art ihre maximale Nordausdehnung.

Austroaeschna pinheyi (s. oben) kommt aber sicher in Carnarvon Range vor, das außerdem die beiden dort wahrscheinlich endemischen Arten *Austroaeschna muelleri* (Adelphotaxon des weitverbreiteten und bis in das Eungella Gebiet reichenden Artenpaares *A. pulchra* und *A. eungella*) und *Telephlebia undia* (s. oben) und eine möglicherweise weit isolierte Population der mehr südöstlich weitverbreiteten *Dendroaeschna conspersa* beherbergt.

Vom mehr küstennahen Gebiet zwischen Blackdown Tableland und Carnarvon Range und zwischen den beiden und etwa 26.5°S sind wiederum brachytronine Aeshniden nicht bekannt mit Ausnahme der wohl mehr ökologisch gesonderten *Acanthaeschna victoria* und *Telephlebia tryoni* (siehe oben), die in einem schmalen niedrigen Küstenstreifen und auf Fraser Island nördlich wohl bis 25°S vordringen.

Im Bergland südlich von etwa 26.5°S bis zum Hunter River kommen je eine Art aller Artengruppen von *Austroaeschna* (*pulchra*, *unicornis*, *subapicalis*, *sigma*) und der Genera *Austrophlebia* (*costalis*), *Notoaeschna* (*geminata*), *Spinaeschna* (*tripunctata*), *Dendroaeschna*, *Antipodophlebia* und *Telephlebia* (*godeffroyi* und *cylops*) vor, im daran anschließenden engen Küstenstreifen im allgemeinen nur *Acanthaeschna victoria* und *Telephlebia tryoni*, und nur in dessen nördlichem Teil die Dünenart *Austroaeschna cooloola* (Adelphotaxon der tropischen *A. speciosa*). Zwischen etwa 32°S und 33°S waren und sind Arealunterbrechungen entlang des Tals des Hunter River anscheinend Ursache für heute anerkannte taxonomische Disjunktionen in *Notoaeschna* (*geminata/sagittata*) und praktisch auch im *Austroaeschna multipunctata*-Komplex (*sigma/obscura*).

Südlich des Hunter lassen sich Faunen der hauptsächlich nördlich von 35°S gelegenen Sandsteingebirge und der hauptsächlich südlich von 35°S gelegenen Granitgebirge unterscheiden. Ungefähr entlang dieser Linie kommt es zur Ablösung der nördlichen *Austroaeschna obscura* durch *A. multipunctata* (beide *A. multipunctata*-Komplex) und von *Telephlebia godeffroyi* durch *T. brevicauda* (beide *T. cyclops*-Gruppe). Sonst kommen alle Genera des Berglandes nördlich des Hunter River auch im Bergland südlich des Hunter vor, wenn auch *Austrophlebia*, *Dendroaeschna* und *Antipodophlebia* die Südküste Australiens nicht erreichen. Von den Arten nörd-

Abb. 68: Telephlebiiden/Brachytroniden-Taxa und ihr belegtes Vorkommen in den hauptsächlich für die Gruppe bekannten Regionen.

Taxa	Geographische Regionen																	
	swA	SA	Gr	Ot	Tas	AA	Vces	BNcs	Ncn	BT	Wb	NE	Bsm	BM	CR	Cc	BlTl	ECR	20n
Genus Austroaeschna	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
A. subapicalis Gruppe			o	o	o	o	o	o		o		o	o						
A. subapicalis			o	o		o	o	o	o	o		o	o						
A. atrata						o	o												
A. tasmanica					o														
A. hardyi					o														
A. multipunctata Gruppe	o	o	o		o	o	o	o		o		o	o	o				o	
A. ana/flavo/parvi Gruppe	o	o	o		o	o	o	o	o	o		o	o	o				o	
A. parvistigma		o			o		o	o		o		o	o						
A. flavomaculata						o													
A. multipunctata						o	o												
A.obscura								o	o										
A. sigma									o	o		o	o	o					
A. christine																		o	
A. anacantha	o																		
A. unicornis Gruppe		o			o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o		o
A. unicornis		o			o	o	o	o	o	o	o	o	?	o	o		o		
A. pinheyi													?	o	o		o		
A. unicornis		o			o	o	o	o	o	o	o	o							
A. speciosa																			o
A. cooloola																o			
A. inermis						o		o											
Subgenus *Pulchaeschna*			o	o		o	o	o	o	o		o	o	o	o		?	o	
A. pulchra			o	o		o	o	o	o	o		o	o	o			?		
A. eungella																		o	
A. muelleri															o				
Genus *Dromaeschna*																			o
D. forcipata																			o
D. weiskei																			o
Genus *Austrophlebia*								o	o	o		o	o	o				o	o
A. costalis								o	o	o		o	o	o				o	
A. subcostalis																			o
Acanthaeschna victoria									o							o			
Genus *Spinaeschna*						o	o	o	o	o		o	o						o
S. tripunctata						o	o	o	o	o		o	?						
S. watsoni																			o
Genus *Notoaeschna*						o	o	o	o	o		o	o						
N. sagittata						o	o	o											
N. geminata									o	o		o							
Antipodophlebia asthenes								o	o				o	o					
Genus Telephlebia				o		o	o	o	o	o		o	o	o	o	o		o	o
T. brevicauda Gruppe				o		o	o	o	o	o		o	o	o				o	
T. brevicauda				o		o													
T. godeffroyi							o	o	?	o		o							
T. cyclops									o			o	o	o				o	
T. tillyardi Gruppe									o						o	o			o
T. tillyardi																			o
T. tryoni									o							o			
T. undia															o				
Dendroaeschna conspersa							o	o	o			o			o				

Südwestaustralien (swA)
31.5-35°S 115-116.5°E
Südaustralien (SA)
34.5-35.5°S 138.5-139.5°E
Grampians (Gr)
37-38°S 142-143°E
Otways (Ot)
38-39°S 143-144°E
Tasmania (Tas)
40.5-44°S 144.5-148.5°E
Australian Alps (AA)
35-38°S 145.5-149°E
Ost- und Südküste von Victoria (Vces)
37-39°S 144-150°E
Neusüdwales Küste südlich des Hunter (einschliesslich Blue Mountains) (BNcs)
32.5-37°S 148-152.5°E
Neusüdwales Küste nördlich des Hunter (Ncn)
28-33°S 152-153.5°E
Barrington Tops (BT)
31.5-32.5°S 151-152°E
Warrumbungles (Wb)
31-32°S 148.5-150°E
New England Ranges (NE)
29-31.5°S 150-152°E
Bergland südlich von Brisbane (Bsm)
27.5-29°S 151.5-152°E
Bunya Mountains und nördliche und speziell östliche Vorberge (BuM)
26-27.5°S 151.5-153°E
Carnarvon Ranges (CR)
24.5-26°S 147.5-149°E
Südqueensland Südküste und Hinterland (Cc)
25-28°S 153-153.5°E
Blackdown Tableland (BlTl)
23.5-24.5°S 149-149.5°E
Eungella/Clark Ranges (ECR)
20.5-21.5°S 148-148.5°E
Küste nördlich Eungella/Clarke Ranges (20n)
15-20°S 145-148.5°E

lich des Hunter fehlen, wie schon erwähnt, *Austroaeschna sigma* (weitgehend) und *Notoaeschna geminata*, dazu kommen jedoch *Austroaeschna atrata*, *A. flavomaculata* und *A. inermis* und, wie schon erwähnt, *A. obscura*, *A. multipunctata*, *Notoaeschna sagittata* und *Telephlebia brevicauda*.

Die tasmanische Fauna umfasst zwei endemische Arten, *A. tasmanica* und *A. hardyi*, die zusammen die Schwestergruppe der montanen *A. subapicalis* und *A. atrata* darstellen. Außerdem kommen noch *Austroaeschna unicornis* und *A. parvistigma* in Tasmanien vor.

Bis nach Südaustralien sind offenbar nur *A. unicornis* und *A. parvistigma* vorgedrungen.

Nord-Süd Ausdehnung der Areale und deren Besiedlungscharakter

Für alle Taxa wirds eingangs in Klammern die Nord-Süd Ausdehnung ihrer Areale in Graden geographischer Breite und in Kilometern angegeben. Darauf folgt ihre bekannte Verbreitung im großen Rahmen. Unter Nordosten ist das Gebiet nördlich der Queensland/New South Wales Grenze zu verstehen, unter Südosten das Gebiet südlich davon.

Genus *Telephlebia* (16-39°S; c. 2530 km)

Relativ geschlossen im Südosten, ausgenommen Grampians und Tasmania, und in den Tropen nördlich von 20°S, mehr zerstückelt im Süden des Nordostens einschließlich eines

schmalen Küstenstreifens zwischen etwa 30°S und 23°S, und wohl isoliert in Carnarvon Range sowie im Eungella Gebiet.

Telephlebia cyclops-Gruppe (21-39°S; c. 1980 km)

Relativ geschlossen im Südosten, mehr zerstückelt im Süden des Nordostens und mit einer Art bis in die Tropen reichend.

Telephlebia brevicauda (35.5-39°S; c. 385 km)

Relativ geschlossen im südlichen Südosten.

Telephlebia godeffroyi (28-35.5°S; c. 825 km)

Relativ geschlossen im centralen und nördlichen Südosten.

Telephlebia cyclops (21-32°S; c. 1210 km)

Ziemlich zerstückelt im nördlichen Südosten und südlichen Nordosten; reicht im Eungella Gebiet in die Tropen.

Telephlebia tillyardi-Gruppe (16-30°S; c. 1540 km)

Relativ geschlossen in den Tropen nördlich von 20°S, zerstückelt in einem schmalen Küstenstreifen zwischen etwa 30°S und 23°S, und isoliert im Carnarvon Range.

Telephlebia tillyardi (16-20°S; c. 440 km)

Relativ geschlossen in den Tropen nördlich von 20°S.

Telephlebia tryoni (23-30°S; c. 770 km)

Ziemlich zerstückelt in einem schmalen Küstenstreifen zwischen etwa 30°S und 23°S.

Telephlebia undia (24.7-25°S; c. 30 km)

Isoliert im Carnarvon Range.

Antipodophlebia asthenes (28-34°S; c. 660 km)

Zerstückelt im mittleren und nördlichen Südosten und im südlichen Nordosten.

Genus *Notoaeschna* (26-38°S; c. 1320 km)

Relativ geschlossen im gesamten Südosten und im südlichen Nordosten.

Notoaeschna sagittata (32.5-38°S; c. 605 km)

Relativ geschlossen im südlichen und mittleren Südosten (nördlich bis zum Hunter River).

Notoaeschna geminata (26-32.5°S; c. 715 km)

Relativ geschlossen im nördlichen Südosten und im südlichen Nordosten (nördlich des Hunter River).

Genus *Spinaeschna* (16-38°S; c. 2420 km)

Relativ geschlossen im gesamten Südosten und weit isoliert im Nordosten im tropischen Gebiet nördlich von 20°S.

Spinaeschna tripunctata (31-38°S; c. 770 km)

Relativ geschlossen im gesamten Südosten.

Spinaeschna watsoni (16-20°S; c. 440 km)

Weit isoliert im Nordosten im tropischen Gebiet nördlich von 20°S.

Acanthaeschna victoria (25-32°S; c. 770 km)

Wahrscheinlich zerstückelt entlang der nordöstlichen und südöstlichen Küste.

Genus *Austrophlebia* (16-35.5°S; c. 2145 km)

Ziemlich geschlossen nördlich von etwa 35.5°S im Südosten und zerstückelt einschließlich des tropischen Gebietes im Nordosten.

Austrophlebia costalis (20.5-35.5°S; c. 1650 km)

Ziemlich geschlossen nördlich von etwa 35.5°S im Südosten, zerstückelt einschließlich des tropischen Gebietes südlich von 21°S im Nordosten.

Austrophlebia subcostalis (16-19.5°S; c. 385 km)

Ziemlich zerstückelt im tropischen Gebiet des Nordostens nördlich von 20°S.

Genus *Dromaeschna* (15.7-19.5°S; c. 420 km)

Ziemlich geschlossen im tropischen Nordosten nördlich von 20°S.

Dromaeschna forcipata (15.7-19.5°S; c. 420 km)

Ziemlich geschlossen im tropischen Nordosten nördlich von 20°S.

Dromaeschna weiskei (15.7-19.5°S; c. 420 km)

Ziemlich geschlossen im tropischen Nordosten nördlich von 20°S.

Genus *Austroaeschna* (16.5-43.5°S; c. 2970 km)

Weit isoliert im extremen Südwesten, geschlossen im Südosten, einschließlich Tasmanien, und im Nordosten ziemlich zerstückelt und bis in das tropische Gebiet nördlich von ca. 20°S reichend. Isoliert im Carnarvon Range/Salvator Rosa.

Subgenus *Pulchaeschna* (20.5-39°S; c. 2035 km)

Ziemlich geschlossen mit Ausnahme Tasmaniens im Südosten, mehr zerstückelt im südlichen Nordosten; isoliert im Eungella Gebiet und im Carnarvon Range.

Austroaeschna pulchra (23.5-39°S; c. 1705 km)

Ziemlich geschlossen mit Ausnahme Tasmaniens im Südosten; im Nordosten mehr zerstückelt und bis etwa 26°S reichend.

Austroaeschna eungella (20.5-21.3°S; c. 90 km)

Möglicherweise weit isoliert im Eungella Gebiet und vielleicht in der Clarke Range des tropischen Nordostens.

Austroaeschna muelleri (24.7-25°S; c. 30 km)

Weit isoliert in Carnarvon Range (c. 25°S/148°E).

Subgenus *Austroaeschna*

As in Genus *Austroaeschna*

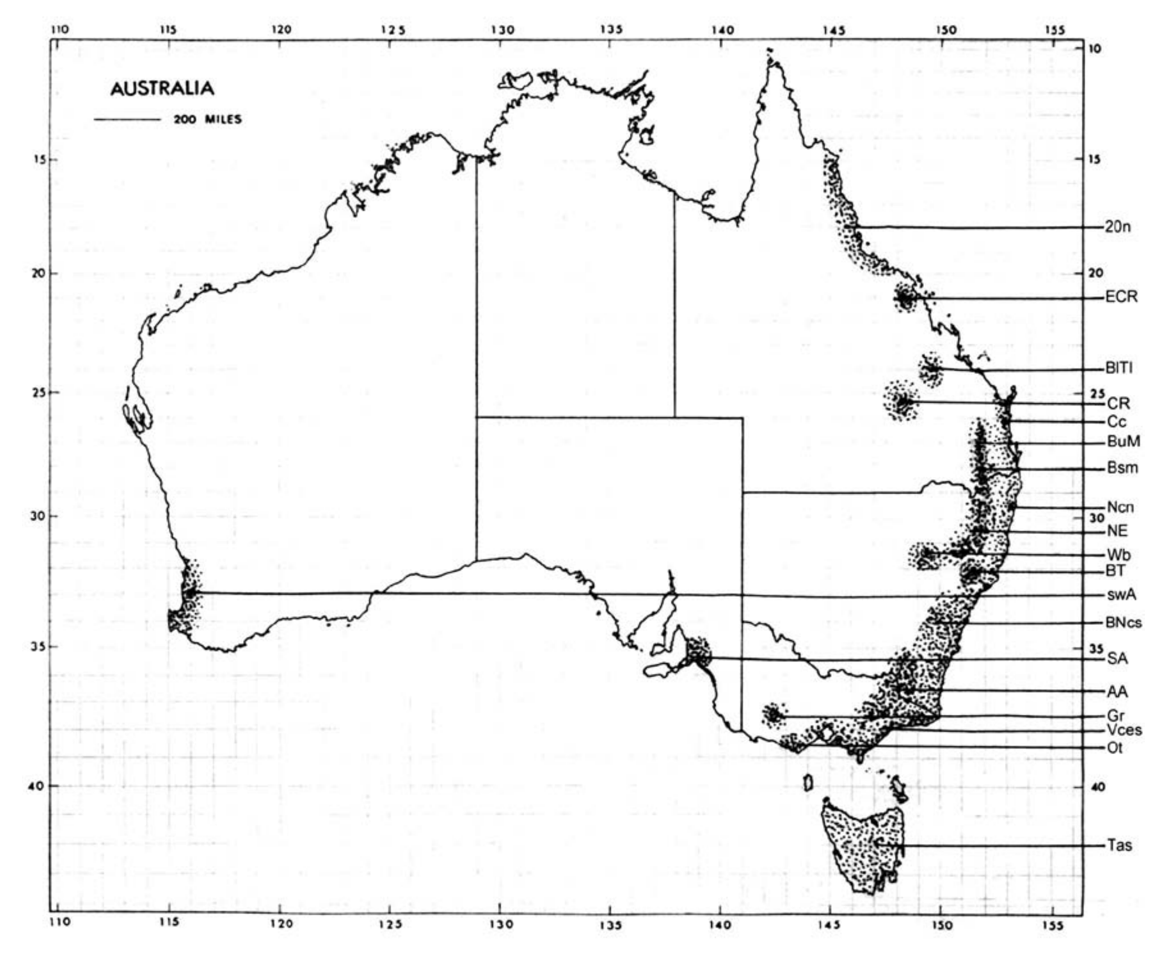
Austroaeschna unicornis-Gruppe (16.5-43.5°S; c. 2970 km)

Relativ geschlossen in Südosten, mehr zerstückelt im Nordosten einschließlich die Tropen, sowie in Carnarvon Range/Salvator Rosa. Interessant erscheint das Fehlen in den Otways, Grampians und im Eungella Gebiet.

Austroaeschna inermis (33.5-37°S; c. 385 km)

Im Südosten, auf das alpine Gebiet und auf höhere Lagen von Kanangra Boyd beschränkt.

Abb. 69: Übersichtskarte der Gebiete Australiens, von denen Telephlebiiden/-Brachytroniden hauptsächlich bekannt sind (Abkürzungen wie in obiger Liste dieser Gebiete).



Austroaeschna unicornis (28-43.5°S; c. 1650 km)

Relativ geschlossen im Südosten einschließlich der östlichen Hälfte von Tasmanien; nicht im alpinen Gebiet.

Austroaeschna pinheyi (23.5-28°S; c. 495 km)

Ziemlich zerstückelt im südlichen Nordosten, westlich bis Salvator Rosa (ca. 147°E), nördlich vermutlich bis Blackdown Tableland (ca. 24°S).

Austroaeschna speciosa (16.5-18°S; c. 165 km)

Relativ zerstückelt im tropischen Nordosten.

Austroaeschna cooloola (25-28°S; c. 330 km)

Etwas iIsoliert im Dünenland des Cooloola Gebietes einschließlich Fraser und Stradbroke Islands.

Austroaeschna anacantha + *flavomaculata/parvistigma*-Gruppe (21-43.5°S; c. 2475 km)

Weit isoliert im extremen Südwesten, relativ geschlossen im Südosten, einschließlich Tasmanien und ziemlich zerstückelt im südlichen Nordosten. Weit isoliert im Eungella Gebiet (ca. 21°S/148.5°E) im Nordosten. Interessant erscheint das Fehlen im Carnavon Range/Salvator Rosa.

Austroaeschna anacantha (31-35°S; c. 440 km)

Weit isoliert im extremen Südwesten.

Austroaeschna flavomaculata (35-37.5°S; c. 275 km)

Ziemlich zerstückelt im Südosten in hohen (meist >1450 m) Lagen des alpinen Gebietes.

Austroaeschna parvistigma (29-43.5°S; c. 1595 km)

Ziemlich geschlossen im Südosten einschließlich Tasmanien in montanen Gebieten, aber ausgenommen das alpine Gebiet.

Austroaeschna multipunctata (35-39°S; c. 440 km)

Relativ geschlossen im südlichen Südosten. In dessen Norden wohl nicht entlang der Küste.

Austroaeschna obscura (33-37.5°S; c. 495 km)

Relativ geschlossen im mittleren Südosten; weiter südlich wohl nur entlang der Küste.

Austroaeschna sigma (26-33.5°S; c. 825 km)

Relativ geschlossen im nördlichen Südosten, mehr zerstückelt und wohl nur bis ca. 26°S reichend im Nordosten.

Austroaeschna christine (21-21.3°S; c. 30 km)

Möglicherweise weit isoliert im tropischen Nordosten im Eungella Gebiet (ca. 21°S/148.5°E).

Austroaeschna subapicalis-Gruppe (28-43.5°S; c. 1650 km)

Praktisch auf die montanen Gebiete des Südostens des kontinentalen Australien und auf Tasmanien beschränkt.

Austroaeschna atrata (35-38°S; c. 330 km)

Praktisch auf die höheren Lagen des alpinen Gebietes des Südostens beschränkt.

Austroaeschna subapicalis (28-39°S; c. 1210 km)

Etwas zerstückelt über die montanen Gebiete des Südostens mit Ausnahme Tasmaniens und des Großteils des alpinen Gebietes.

Austroaeschna hardyi (41-43.5°S; c. 275 km)

Auf Tasmanien beschränkt.

Austroaeschna tasmanica (41-43.5°S; c. 275 km)

Auf Tasmanien beschränkt.

Dendroaeschna conspersa (24-38°S; c. 1540 km)

Ziemlich geschlossen im Südosten ausgenommen den extremen Süden, das alpine Gebiet, Otways, Grampians und Tasmanien; im südlichen Nordosten isoliert in Carnarvon Range.

Die geographische Lage der australischen Gebiete, aus denen Telephlebiiden/Brachytroniden hauptsächlich bekannt sind, ihre Ausdehnung und die für sie gebrauchten Abkürzungen sind in der Liste neben Abb. 68 und in Abb. 69 gegeben. Abb. 68 demonstriert das Vorkommen der einzelnen Genera, Subgenera und Arten in diesen Gebieten.

5. Qualitäten der Lebensweise und die ökologische Existenzparameter der Einnischung, Larvalhabitate, Spezialisierung, Konkurrenz

Form und Ausdehnung der im vorangegangenen Kapitel behandelten Areale der australischen Telephlebiiden/Brachytroniden sind generell vom Vorhandensein kalten und sauerstoffreichen Wassers bestimmt, wie es vor allem permanente, stark fließende Bäche und Flüsse, zum Teil aber auch sumpfig/moorige Quellgerinne enthalten. Mit der passenden Mischung von Sonneneinstrahlung, Beschattung und Ufervegetation werden solche Biotope zu Jagd- und Paarungsrevieren für die Adulti und mit passendem Substrat zu Larvalhabitaten, in denen der Großteil des mindestens einjährigen Lebenszyklus stattfindet.

Geologischer Untergrund, Meereshöhe, geographische Breite, Landschaftsform (z.B. tiefe enge Schluchten), Uferbeschattung und Art, Reichtum und Ausdehnung von Vegetation (z.B. geschlossenes Kronendach im tropischen Regenwald) sind Umstände, die physikalische und chemische Eigenschaften von Gewässern und terrestrischen Habitaten maßgeblich beeinflussen und so für Ausbreitung, Vorkommen oder Fehlen und lokale Diversität von Telephlebiiden/Brachytroniden entscheidend sein können.

Verschiedene Grade der Rheophilie, unterschiedliche Temperaturtoleranz und Substratpräferenz ermöglichen einerseits eine bestimmte Abfolge von Arten entlang von Fließgewässern (Längszonierung), anderseits Sympatrie mehrerer Spezies durch eine Art Querzonierung, besser Nutzung verschiedener Biotope in denselben Gewässerabschnitten. All dies kann am besten an Beobachtungen an der Gattung *Austroaeschna* dargestellt werden und erfolgt am Ende des Kapitels.

Die Morphologie der Imagines und Larven und das ähnliche, meist crepusculare Verhalten der Imagines und die vergleichbare semiterrestrische Lebensweise der Larven weisen auf die nahe Verwandtschaft der Genera *Antipodophlebia* und *Telephlebia* hin. Ihr Verhalten und ihre Larvalhabitate sind hochspezialisiert und isoliert. Die Einnischung erscheint eher als zweite Wahl einer grundsätzlich aquatischen Gruppe. Die Spezialisierungen sind wohl auch in der kleinerwüchsigen und weniger erfolgreichen (monotypischen) *Antipodophlebia* weiter vorangetrieben als in *Telephlebia*. Die letztere Gattung zeigt heute eine ausgeprägte Nord-Süd Zweiteilung. Während in der südlichen Gruppe die Areale und damit auch die Habitate der einzelnen Arten nur engräumig getrennt sind oder sogar geringfügig überlappen (*T. brevicauda* in den Snowy Mountains und in meist südlicheren Gebieten, *T. godeffroyi* in nördlich anschließenden, meist wärmeren Gebieten, meist je weiter nördlich desto höher; *T. cyclops* in Flecken subtropischen bis tropischen montanen Regenwaldes), haben die Arten der nördlichen *T. tillyardi*-Gruppe weit voneinander getrennte Areale und recht verschiedene Habitate inne, und zwar im tropischen Regenwald nördlich von 20° S (*T. tillyardi*), in tief eingeschnittenen Schluchten des Carnarvon Range (*T. undia*) und in tiefliegenden Regenwaldflecken entlang der Zentralküste und an entsprechenden Stellen auf den küstennahen Inseln (Fraser und Stradbroke Islands).

Beide extrem rheophilen Spezies der praktisch auf den Südosten Australiens beschränkten Gattung *Notoaeschna* kommen vikariierend südlich (*N. sagittata*) und nördlich des Hunter River (*N. geminata*) vielfach syntop mit *Spinaeschna tripunctata* vor. Die Larven leben an der Unterseite von Felsblöcken.

Die anscheinend schwächer rheophile Gattung *Spinaeschna* zeigt entlang des Hunter keine nennenswerte morphologische Disjunktion und schließt mit der bedeutend dunkleren *S. watsoni* weit isoliert von der südlichen *S. tripunctata* eine Art in den Tropen nördlich von 20°S ein, die dort in schnell fließenden Bächen und Flüssen recht verschiedener Größe vorkommt.

Die Gattung *Dendroaeschna* ist monotypisch. Die Imagines sind tagaktiv, wurden aber zumindest stellen-

weise auch dämmerungsaktiv beobachtet. Ob dies ebenso wie die meist jahreszeitlich späte Flugzeit (Schlüpfen vielfach etwa Mitte April) die Konkurrenz mit größeren, syntopen *Austroaeschna* Spezies vermindert, ist nicht bekannt. Die Weibchen legen (in der Umgebung von Sydney bis Juli) die Eier in totes Holz oder auch an feuchtes moosiges Gestein. Die Larvalhabitate sind meist etwas bewachsene schattige Kolke aber auch ruhige, seichte Buchten, manchmal gebildet durch Wurzelstöcke am Ufer wachsender Bäume.

Nur wenige Exemplare der monotypischen Gattung *Acanthaeschna* sind bekannt. Obwohl sich darunter auch eine Larve befindet, kann über die Ökologie der sowohl tag- als auch dämmerungsaktiv gefundenen *A. victoria* nur spekuliert werden. Die Fundumstände des jüngst gesammelten Materials lassen es durchaus möglich erscheinen, dass küstennahe, schwach fließende temporäre Gewässer in Regenwaldflecken geringer Seehöhe der Larvalhabitat der dort nur mit *Telephlebia tryoni* vorkommenden und von allen anderen Gattungen wahrscheinlich ökologisch isolierten Art sind. Auch das saisonell frühe (Anfang Oktober) Erscheinen der Imagines spricht vielleicht für ein Schlüpfen vor der möglicherweise periodischen Austrocknung solcher Habitate.

Die Gattung *Austrophlebia* umfasst zwei Arten. Die südlichere *A. costalis* ist sehr weit verbreitet in meist niedrigeren Lagen im Süden, wurde allerdings südlich der geographischen Breite von 37°S bisher nicht gefunden. Bis zu Höhen von über 1000 m lebt sie im schon tropischen Eungella Gebiet. Unmittelbar nördlich schließt die auf die Tropen nördlich von 20°S beschränkte *A. subcostalis* an. Flugaktivität der *Austrophlebia* Imagines wird häufiger knapp vor der Dämmerung beobachtet als tagsüber, und der schnelle, unregelmäßige Flug wird durch Aufhängen an der Schattenseite von ufernahen Farnen, Farnbäumen und Büschen häufig unterbrochen. Larvalhabitat beider Arten sind meist gut beschattete, tiefe und kühle Tümpel in sonst eher schnell fließenden Bächen, meist in Regenwaldabschnitten. Die Larven sitzen vielfach verborgen in Spalten größerer Holzstücke. Konkurrenz mit potentiell syntopen anderen Telephlebiiden-Arten wird wohl durch diese Nischenbildung, die ungewöhnliche Aktivitätsperiode der Imagines und den möglicherweise damit zusammenhängenden Gigantismus der *Austrophlebia* Arten weitgehend vermieden.

Die Schwester-Gattungen *Dromaeschna* und *Austroaeschna* kommen nahezu vikariierend vor. Die zwei *Dromaeschna* Arten leben nur im tropischen Gebiet nördlich von 20°S, während alle Arten von *Austroaeschna* mit Ausnahme der wohl auch auf die Tropen nördlich von 20°S beschränkten *A. speciosa* nur südlich dieses Gebietes vorkommen.

Die Larvalhabitate von beiden *Dromaeschna* Arten sind Fließgewässer im tropischen Regenwald. Es scheint, dass die größeren und offeneren Bäche und Flüsse in niedrigerer Mereshöhe von *D. forcipata* bevorzugt werden, während die seltenere *D. weiskei* entlang dunklerer Nebenbäche und in größerer Meereshöhe in Biotopen mit mehr extremem Regenwaldcharakter überwiegt. Das hell orange Abdomenende beider Geschlechter in *D. weiskei* ist wohl eine Anpassung an diese Habitate. Die Larven beider *Dromaeschna*-Arten leben meist an oder zwischen großen Steinen und Felsblöcken.

Austroaeschna ist in zwei Subgenera *Austroaeschna* s.str. und *Pulchaeschna* subgen.nov. unterteilt. In *Austroaeschna* s.str. lassen sich drei ostaustralische Artengruppen, die *A. unicornis*-Gruppe, die *A. subapicalis*-Gruppe und die *A. flavomaculata/parvistigma/multipunctata*-Gruppe unterscheiden. In allen vier genannten Gruppen gibt es mindestens je eine mehr oder weniger in tieferen Lagen weitverbreitete Art (*A. pulchra*; *A. unicornis*; *A. subapicalis*; *A. parvistigma* und vielleicht *A. multipunctata*), mindestens eine, die in mehr oder weniger hohen Lagen des alpinen Gebiets vorkommt (*A. pulchra*; *A. inermis*; *A. atrata*; *A. flavomaculata* und vielleicht *A. multipunctata*) und eine oder einige Arten, die die weitverbreiteten Arten oder einander geographisch ablösen. Diese Arten sind oft relativ engräumig oder reliktartig verbreitet. (*A. muelleri*, *A. eungella*; *A. pinheyi*, *A. speciosa*, *A. cooloola*; *A. subapicalis*, *A. hardyi*, *A. tasmanica*; *A. anacantha*; *A. obscura*, *A. sigma*, *A. christine*).

Im Kosciusko-Gebiet wurden mehrfach an ein und derselben Bachstelle *A. flavomaculata*, *A. multipunctata*, *A. inermis*, *A. atrata* und *A. pulchra* gesammelt. Die Larven von *A. flavomaculata* leben meist nur in Höhen von über 1450 m und bis 1800 m in *Sphagnum* und unter Steinen aber auch zwischen Vegetation in Quellgerinnen. *A. multipunctata* ist hauptsächlich von kleinen Bächen bekannt, wo die Larven zwischen Wasserpflanzen und an Steinen vorkommen. Die Larven von *A. inermis* leben oft im schnellfließenden Wasser an Holz und Felsen, die von *A. atrata* meist in Holzspalten und weniger häufig an Felsen und im Detritus von Tümpeln, während *A. pulchra* Larven meist im Kies nahe größeren Steinen und Felsen zu finden sind. Die Exuvienfunde an besagten Stellen im Hauptbach bestätigten dann auch gewisse Präferenzen der einzelnen Arten speziell für unterschiedliche Strömungsstärke und Substratgröße, wobei sich ein Gefälle *A. inermis/atrata* – *A. pulchra* – *A. multipunctata* ergab. *A. multipunctata* wurde zusätzlich auch noch ganz in der Nähe in Anzahl in einem winzigen Bächlein gefunden, wo sie als einzige *Austroaeschna* vorkam. *A. flavomaculata*, von der Exuvien am Hauptbach nie gefunden wurden, kam wohl von kleineren Quellgerinnen in unmittelbarer Nähe des Bachufers.

Auch *Telephlebia brevicauda*, anscheinend von feuchten Situationen an steilen überrieselten Uferstellen oder vom Rand der Quellgerinne kommend, flog mitunter an denselben Bachstellen.

Dieses syntope Vorkommen von Vertretern aller Artengruppen von *Austroaeschna* im Winter-Schneegebiet und das Ablösen dieser kaltangepassten Arten von mehr oder weniger circumalpin weitverbreiteten Arten in geringerer Meereshöhe sind Beispiele für Einnischung als Folge von Spezialisierung auf gewisse klein- bis großräumig bedingte Habitatseigenschaften. Größe und Form von gruppen- oder artspezifischer ökologischer Toleranz sind sicher mitbestimmend für Ausbreitungspotenz, Überlebenschancen und die jeweils mögliche lokale/regionale Diversität.

Während A. *pulchra* und A. *multipunctata* sowohl alpin als auch circumalpin verbreitet sind, unterscheiden sich ihre Habitate in höheren Lagen von denen weiter im Tal ebenso wie die Habitate von A. *unicornis* und A. *subapicalis* von denen von A. *inermis* und A. *atrata* unter anderem in Temperatur, Fließgeschwindigkeit und Substratgröße. A. *parvistigma* kommt sicher in wärmeren und stärker bewachsenen Gewässern vor als A. *flavomaculata*. Von den nördlichen geographischen Ablösearten ist A. *obscura* wahrscheinlich weniger empfindlich im Hinblick auf höhere Temperatur und Austrocknung als A. *multipunctata*, und A. *sigma* hat in niederen Lagen stellenweise sicherlich auch höhere Temperaturen auszuhalten als in den von ihr gewöhnlich bevorzugten montanen Habitaten.

Die südwestaustralische *Austroaeschna*, A. *anacantha*, hat dort als einzige Art ihrer Gattung bezüglich Temperatur und Feuchtigkeit wahrscheinlich weniger günstige Bedingungen als die Arten der A. *subapicalis* und A. *flavomaculata* Gruppe im Osten. Sie ist eine engräumig verbreitete kleine Art.

Bei mehr oder weniger syntopem Vorkommen von A. *pinheyi* und A. *muelleri* in Carnarvon Gorge ist A. *pinheyi* gewöhnlich am Hauptbach und am Ausgang der engen Schluchten zu finden, A. *muelleri* in den schattigen Schluchten.

Bei syntopem Vorkommen von A. *eungella* und A. *christine* im Eungella Gebiet, scheint A. *christine* mehr zurückgezogen und in steileren, dunkleren Habitaten zu überwiegen, A. *eungella* in mehr offenen, wasserreicheren Situationen.

Im Blackdown Tableland (A. *pinheyi*) und im Dünengebiet (A. *cooloola*) sind wahrscheinlich die kühlsten und feuchtesten Habitate gerade noch ausreichend für je einen Vertreter der A. *unicornis* Gruppe.

Taxa	*A. costalis*	*A. subcostalis*	*D. weiskei*	*D. forcipata*	*A. pulchra*	*A. eungella*	*A. muelleri*	*A. unicornis*	*A. pinheyi*	*A. speciosa*	*A. cooloola*	*A. inermis*	*A. subapicalis*	*A. atrata*	*A. tasmanica*	*A. hardyi*	*A. anacantha*	*A. flavomaculata*	*A. parvistigma*	*A. multipunctata*	*A. obscura*	*A. sigma*	*A. christine*
Austrophlebia. costalis	•				o	o		o	o				o								o	o	o
A. subcostalis		•	o	o						?													
Dromaeschna weiskei		o	•	o						o													
D. forcipata		o	o	•						o													
Austroaeschna pulchra	o				•			o	o			o	o	o				o	o	o	o	o	
A. eungella	o					•																	o
A. muelleri							•		o														
A. unicornis	o				o			•				o	o		o	o					o	o	
A. pinheyi	o				o		o		•													o	
A. speciosa		?	o	o						•													
A. cooloola											•												
A. inermis					o			o				•	o	o				o		o	o		
A. subapicalis	o				o			o				o	•	o					o		o	o	
A. atrata					o							o	o	•				o		o			
A. tasmanica								o							•	o			o				
A. hardyi								o							o	•			o				
A. anacantha																	•						
A. flavomaculata					o							o		o				•		o			
A. parvistigma					o								o		o	o			•		o		
A. multipunctata					o							o		o				o		•			
A. obscura	o				o			o				o	o						o		•	o	
A. sigma	o				o			o	o				o								o	•	
A. christine	o					o																	•

Abb. 70: Sympatrie/Allopatrie von *Austrophlebia*, *Dromaeschna* und *Austroaeschna* Spezies.

In den Tropen nördlich von 20°S sind Habitate, die vielleicht für das Vorkommen von nicht zur A. *unicornis* Gruppe gehörende Arten geeignet wären, möglicherweise durch die Arten von *Dromaeschna* besetzt.

Im kühlen Tasmanien lebt im Norden und Osten A. *unicornis* vorzugsweise im Unterlauf von Flüssen in trockenem Sclerophyllforest und A. *parvistigma* ist in trägen Fließgewässern häufig und weit verbreitet. Die Stammart der A. *subapicalis* Gruppe hat eine Art mit stärkerer Präferenz für Regenwaldflüsse und eine Art der mehr offenen trockenen Eucalyptuswälder hervorgebracht. Beide kommen manchmal auch syntop vor. Die Larven leben vielfach an totem Holz.

In den nachfolgenden Tabellen werden die bisher gefundenen Sympatrien/Syntopien jedes einzelnen Taxons mit allen anderen Taxa aufgezeigt. Strikte Allopatrien/Allotopien zwischen Taxa können auf hochgradig verschiedenen und auch sehr ähnlichen Spezialisierungen basieren.

6. Diskussion

Wo immer es gelingt, herkömmliche „morphologische“ Arten als integrierte Fortpflanzungsgemeinschaften (evolutionäre Spezies; PETERS 1998) auszuweisen und supraspezifische Taxa als geschlossene Abstammungsgemeinschaften wahrscheinlich zu machen (AX 1984), wird es möglich, ökologische, biogeographische und paläontologische Untersuchungen auf eine objekti-

Abb. 71: Sympatrie/Allopatrie von supraspecifischen Telephlebiiden-Taxa und Spezies von *Spinaeschna*, *Notoaeschna* und *Telephlebia* und von *Dendroaeschna conspersa* (Brachytronidae).

Taxa	G. et Sg. *Austroaeschna*	*A. anacantha*	*A. subapicalis* Gruppe	*A.flavo/parvi* Gruppe	*A. unicornis* Gruppe	Subgenus *Pulchaeschna*	Genus *Dromaeschna*	Genus *Austrophlebia*	*Acanthaeschna victoria*	Genus *Spinaeschna*	*S. tripunctata*	*S. watsoni*	Genus *Notoaeschna*	*N. sagittata*	*N. geminata*	*Antipodophlebia asthenes*	Genus *Telephlebia*	*T. cyclops* Gruppe	*T. brevicauda*	*T. godeffroyi*	*T. cyclops*	*T. tillyardi* Gruppe	*T. tryoni*	*T. undia*	*T. tillyardi*	*Dendroaeschna conspersa*
G. et Sg. *Austroaeschna*	*	*	*	*	*	*	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
A. anacantha	*	*																								
A. subapicalis Gruppe	*		*	o	o	o		o					o	o			o	o	o	o						
A.flavo/parvi Gruppe	*		o	*	o	o		o		o						o	o	o	o	o	o					o
A. unicornis Gruppe	*		o	o	*	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
Subgenus *Pulchaeschna*	*		o	o	o	*		o		o	o		o	o	o	o	o	o	o	o	o	o		o		o
Genus *Dromaeschna*	o				o		*	o		o		o					o					o			o	
Genus *Austrophlebia*	o		o	o	o	o	o	*		o	o	o	o	o	o	o	o	o		o	o	o			o	o
Acanthaeschna victoria	o				o				*								o					o	o			
Genus *Spinaeschna*	o			o	o	o	o	o		*	*	*	o	o	o		o	o	o	o		o			o	o
S. tripunctata	o				o	o		o		*	*		o	o	o		o	o	o	o						o
S. watsoni	o				o		o	o		*		*					o					o			o	
Genus *Notoaeschna*	o		o		o	o		o		o	o		*	*	*		o	o	o	o						o
N. sagittata	o		o		o	o		o		o	o		*	*			o	o	o	o						o
N. geminata	o				o	o		o		o	o		*		*		o	o		o	o					o
Antipodophlebia asthenes	o			o	o	o		o								*	o	o		o	o					o
Genus *Telephlebia*	o		o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	*	*	*	*	*	*	*	*	*	o
T. cyclops Gruppe	o		o	o	o	o		o		o	o		o	o	o	o	*	*	*	*	*					o
T. brevicauda	o		o	o	o	o				o	o		o	o			*	*	*	?						
T. godeffroyi	o		o	o	o	o		o		o	o		o	o	o	o	*	*	?	*						o
T.cyclops	o			o	o	o		o							o	o	*	*			*					
T. tillyardi Gruppe	o				o	o	o	o	o	o		o					*					*	*	*	*	o
T. tryoni	o				o				o								*					*	*			
T. undia	o				o	o											*					*		*		o
T. tillyardi	o				o		o	o		o		o					*					*			*	
Dendroaeschna conspersa	o			o	o	o		o		o	o		o	o	o	o	o	o		o		o		o		*

ve systematische Grundlage zu stellen. Evolutionäre Spezies und geschlossene Abstammungsgemeinschaften sind naturhistorisch entstandene Entitäten mit individuellen Eigenschaften. Jede von ihnen ist einmalig. Wir sind uns, wie bereits im Kap. 3.1. erwähnt, hinreichend sicher, dass es sich bei den Arten von *Austroaeschna* (evtl. mit Ausnahme der noch an größerem Material zu prüfenden *A. pinheyi*) wie auch bei allen übrigen Arten der australischen „brachytroninen Aeshniden" um evolutionäre Spezies handelt.

Aus den chorologischen und bionomisch-ökologischen Ausführungen in Kap. 4 und 5 ist zu entnehmen, dass die *Austroaeschna*-Spezies unterschiedlich hoch spezialisierte Formen darstellen. Die eng gestaffelten Nischen-Präferenzen dürften ebenso wie die an regionale geologische und klimatische Faktorengefüge, d.h. an bestimmte Boden-, Gewässer- und Vegetationsformen gebundenen Positionen und Ausdehnungen der Areale vornehmlich Ergebnisse interspezifischer und intergenerischer Konkurrenz sein. Die Ressource, um die die Larvenpopulationen der verschiedenen Arten konkurrieren, ist kühles sauerstoffreiches Wasser in Fließgewässern und (sekundär) in Quellrinnsalen und feuchtegesättigten Sickerstellen mit einem gesicherten Nahrungsangebot. Einem Konkurrenz- oder gar Verfolgungsdruck vonseiten anderer Wasserinsekten sowie Fischen und Vögeln scheinen die Larven nur in geringem Maße ausgesetzt zu sein.

Dem Phylogramm der *Austroaeschna*-Spezies (Abb. 21) messen wir einen hohen Wahrscheinlichkeitswert gegenüber der historischen Wirklichkeit zu. Alle Arten sind morphologisch in einem Maße untersucht worden, das eine detaillierte stammesgeschichtliche Interpretation zahlreicher Merkmale erlaubte. *Austroaeschna* ist gegenwärtig ein relativ artenreiches Taxon, das sich in einem anscheinend vergleichsweise engen Raum entfaltet hat – wenn man *A. anacantha* beiseite lässt. Durch die Existenz dieser südwestaustralischen Art wird ein gewisser „post quem non"-Zeithorizont in das Schema eingezogen: Die im obersten Miozän eingetretene nachhaltige Aridisierung großer Teile des australischen Kontinents, der „Late Miocene event" (KEMP 1981), isolierte *A. anacantha* von ihren Verwandten in den montanen und Küstengebieten im Osten und Südosten des Kontinents. Für diese Art und ebenso für die Stammart ihres Adelphotaxons muss mithin ein Mindestalter von 5-6 Mio. Jahren angenommen werden. Aus dem Phylogramm ist ablesbar, dass die Stammarten von *Pulch-*

aeschna und der *A. unicornis*-Gruppe älter sein müssen als *A. anacantha*. Es ist durchaus möglich, dass eines glücklichen Tages fossile *Austroaeschna*-Larven oder Exuvien in mittel- bis obermiozänen limnischen Sedimenten gefunden werden.

Ökologische Erwägungen legen den Gedanken nahe, dass sich der Speziationsprozess in der Gattung *Austroaeschna* im Pleistozän fortsetzte. Die Larven von *A. flavomaculata* wachsen in flachen anmoorigen Rinnsalen und Sickerquellen heran, die über einem oberflächennahen felsigen Untergrund Hangwiesen und Staudenfluren mit lockerem Gebüsch- und Baumbewuchs entwässern (Kap. 5). Diese Biotope liegen nicht nur im rezenten Winterschneegebiet der Australischen Alpen in Höhen zwischen 1450 und 1800 m, sondern sie sind auch eine Folgelandschaft der pleistozänen Firnschnee/Gletscher-Region. Da die Nische einer Art zu deren individuellen Eigenschaften gehört, in der Zeitdauer ihrer Existenz also nicht gewechselt wird, und da es nach dem Zeugnis der Geologen in Australien keine Spuren einer prä-pleistozänen Vergletscherung gibt (KEMP l.c.), muss angenommen werden, dass *A. flavomaculata* ein „Kind" des Eiszeitalters ist, also erst seit maximal 2 Mio. Jahren existiert. Dies wäre ein „ante quem non"-Datum in der Geschichte der Gattung.

Die phylogenetische Konsequenz eines pleistozänzeitlichen Ursprungs von *A. flavomaculata* besteht darin, dass die Arten ihres Adelphotaxons, der *parvistigma*-Teilgruppe (*A. parvistigma*, *A. multipunctata*, *A. obscura*, *A. sigma* und *A. christine*), nicht älter sein können als sie, da sie alle auf eine Stammart zurückgehen, die die Schwesterart von *A. flavomaculata* war. Unter den aufgezählten Arten entspricht *A. parvistigma* aufgrund ihrer morphologischen Charaktere am ehesten einer „fortlebenden Stammart". Ihr Naturell in Gestalt einer „präparvistigma" kann bereits ausgeprägt gewesen sein, bevor sie sich in die rezenten Spezies *A. parvistigma* und *A. flavomaculata* teilte, und sie ist auch die einzige Art ihrer Gruppierung, die im Verlaufe der mehrfachen pleistozänen Landverbindungen die Insel Tasmanien erreichte.

Es ist fraglich, ob *A. unicornis* und die Stammart von *A. hardyi/tasmanica* die Insel ebenfalls erst im Pleistozän erreichten. Wenn die Landverbindung zwischen Tasmanien und dem Kontinent erst im Miozän verloren ging, wie GALLOWAY & CAMP (1981) vermuten, so geschah dies in einer Zeit, während der *Austroaeschna* auf dem Festland bereits weit verbreitet war (s. *A. anacantha*). Bedenklich stimmt in diesem Zusammenhang allerdings der Umstand, dass *A. pulchra*, eine wie *A. parvistigma* nicht eng spezialisierte und weitverbreitete Art auch nach Durchsicht umfangreicher Larvenaufsammlungen nicht auf Tasmanien festgestellt werden konnte, obwohl sie die Südküste des kontinentalen Australien erreicht. Dieser Befund deutet darauf hin, dass die Berg- und Küstenregionen von Victoria im Süden bis nach SE-Queensland im Norden so etwas wie das „Kernland" der phylogenetischen und ökologischen Entfaltung des Taxons *Austroaeschna* ausmachen und dies gemeinsam mit einer Reihe weiterer Genera der australischen „Brachytroninen". Es ist wahrscheinlich, dass der „episodic uplift" dieser Region, deren „major elevation" im späten Miozän und Pliozän stattfand (GALLOWAY & KEMP l.c.) ein geologisches Ereignis darstellt, das das Überleben und die Prosperität der gondwanischen „Aeshniden" Australiens ursächlich beeinflusste.

Wie bereits im 3. Kapitel erörtert und belegt, ließ sich die 0-Hypothese einer Monophylie der australischen brachytroninen Aeshniden nicht verifizieren. Von den neun auf Gattungsniveau benannten Taxa gehören *Dendroaeschna* mit Sicherheit und *Acanthaeschna* möglicherweise nicht zu den verbleibenden sieben Genera, die das monophyletische Taxon der Telephlebiidae konstituieren. *Dendroaeschna* ist höchstwahrscheinlich ein Subtaxon der Brachytronidae. Bereits in den Cladogrammen von VON ELLENRIEDER (2002) erscheint die Gattung wegen des larvalen Abdominalkiels in einer entsprechenden Position. Die „Unterbringung" von *Acanthaeschna* im Phylogramm der Telephlebiidae ist, wie in Kap. 3 dargestellt, fragwürdig und darum als provisorisch anzusehen. Wenn *Acanthaeschna* trotz der Synapomorphien mit der Kronengruppe nicht zu den Telephlebiidae gehört (denn bei den aufgelisteten Synapomorphien könnte es sich auch um Homoplasien handeln), so stellt sich die Frage, zu welchem anderen Taxon sie in einer Schwestergruppenbeziehung stehen könnte. Wegen des parallel zum Mspl verlaufenden Tspl fällt sie unter die Panbrachytronoda tax.nov. Wegen des im Vorderflügel „verschobenen" ax2 und der vergrößerten larvalen Paraglossen sollte sie zu den Telephlebioda tax.nov. gehören.

Aber die ventralen Fortsätze der Hamuli anteriores sind nackt, d.h. ohne Spur einer Behaarung, während ein Sensillenkamm (mit Reduktionserscheinungen in einigen Genera) bei allen Panbrachytronoda ausgebildet ist. Es muss daher nach weiteren, eventuell auch molekularen Merkmalen gesucht werden, um eine größere Vergleichsbasis zur Ermittlung der phylogenetischen Position von *Acanthaeschna* zu gewinnen.

Ganz unabhängig von der Lösung des *Acanthaeschna*-Problems ist der Befund festzuhalten, dass die brachytroninen Aeshniden Australiens, von WATSON (1981) zu den südlichen Gruppen der Libellenfauna gezählt, keine homogene Gruppe im Sinne einer geschlossenen Abstammungsgemeinschaft darstellen, denn zumindest *Dendroaeschna* gehört nicht zu den Telephlebii-

den. Wenn unter gondwanischen Relikten Taxa verstanden werden, deren Phylogenese sich auf einem der Tochterkontinente des Gondwana-Landes vollzogen hat, dann muss *Dendroaeschna* als das einzige überlebende gondwanische Relikt der demnach einst offenbar nahezu weltweit verbreiteten Brachytronidae angesehen werden. Auf diesen Aspekt wird noch zurückzukommen sein.

Das Taxon Telephlebiidae enthält drei Gattungsgruppen: die Telephlebiinae (7 Spezies), die Notoaeschnini (4 Spezies) und die Austroaeschnini (23 Spezies ohne *Acanthaeschna victoria*). Die beträchtliche Artenzahl letzterer geht, wie bereits diskutiert, im wesentlichen „zu Lasten" von *Austroaeschna*, der phylogenetisch jüngsten Teilgruppe (Abb. 55). Zum Teil dürfte sich dieses Faktum mit der starken Radiation der Austroaeschnini im Jung-Tertiär und Pleistozän erklären, zum anderen eventuell aber auch mit dem höheren stammesgeschichtlichen Alter der Telephlebiinae und Notoaeschnini (höhere Aussterberate) sowie mit den hochspezialisierten Nischenbildungen ihrer Larven.

Ein auffälliges Phänomen im System der Telephlebiidae ist die Häufigkeit vikariierender Artenpaare. Es gibt sie in allen drei Teilgruppen: *Telephlebia godeffroyi/brevicauda*, *T. tryoni/undia*, *Notoaeschna sagittata/geminata*, *Spinaeschna tripunctata/watsoni*, *Austrophlebia costalis/subcostalis*, *Austroaeschna pulchra/eungella*, *A. unicornis/pinheyi*, *A. speciosa/cooloola*, *A. sigma/christine*, *A. atrata/subapicalis*. Diese Artenpaare sind keineswegs ein Kunstprodukt taxonomischen Ermessens, die man auch als „subspecies geographicae" einer jeweils einzigen Art ausgeben könnte (evtl. abgesehen vom noch unentschiedenen Fall *A. unicornis/pinheyi*). Die Mehrzahl der Partner hat keinen unmittelbaren räumlichen Kontakt zueinander, wie dies bei üblicherweise als Subspezies deklarierten Populationsverbänden der Fall ist. Die geographisch voneinander getrennten Areale sind Ausdruck unterschiedlicher Nischenbildungen, gesteuert von differierenden mesoklimatischen Parametern (Tropen – Subtropen, Küstentiefland – collines Bergland – subalpine Region etc.) und von den physikalischen, hydrochemischen und mikroklimatischen Eigenheiten der Gewässer (Kap. 5). Artenpaare, deren Partner unmittelbaren räumlichen Kontakt zu einander haben, wie etwa *A. atrata* und *A. subapicalis*, sind, abgesehen von den Nischenpräferenzen, durch ausgeprägte autapomorphe morphologische Unterschiede als evolutionäre Spezies erkennbar. Die Entstehung der vikariierenden Artenpaare, die 20 der 34 Telephlebiiden-Spezies auf sich vereinen, verlangt nach einer evolutionsbiologischen Erklärung. Sie könnte gefunden werden, wenn die systematische Situation in anderen artenreichen Libellentaxa von vergleichbarem phylogenetischen Status, etwa im Falle der Caliaeschninae oder der Gattung *Planaeschna* bekannt wäre. Nur anhangsweise sei erwähnt, dass es bei einigen relativ weit verbreiteten Arten wie etwa *A. subapicalis*, *A. unicornis* und *A. pulchra* durchaus Indizien für ihre Unterteilung in geographische Unterarten gibt.

Die Verbreitung der Telephlebiidae konzentriert sich mit geringen Abweichungen auf das Verbreitungsgebiet von *Austroaeschna*, d.h. auf die temperaten und subtropischen Gebiete Ost-Australiens. Es gibt keine Telephlebiinae und Notoaeschnini in SW-Australien und auf Tasmanien (obwohl *T. brevicauda* in Victoria auch die Südküste des Kontinents bewohnt), und auch *Austrophlebia* und *Dromaeschna* fehlen in beiden Gebieten. Der vorhin für *Austroaeschna* geprägte Begriff vom „Kernland der phylogenetischen und ökologischen Entfaltung" gilt also für alle Genera der Telephlebiiden. Dieses „Kernland", das ostaustralische Berg- und Küstenvorland, hat zwei für die an ein gemäßigtes und partiell subtropisches Klima adaptierten Libellen wesentliche Eigenschaften: eine hauptsächlich meridionale Extension (Nord-Süd-Orientierung) und eine vertikale Staffelung der Faktorengefüge des Makro- und Mesoklimas infolge der Höhendifferenzen. Im Falle von nicht extremen Klimaschwankungen können Tiere und Pflanzen ihre Lebensräume sowohl nach Norden oder Süden als auch berg- oder talwärts verlagern und so unabhängig von der jeweiligen Dauer eines bestimmten klimatischen Regimes überleben. Es ist anzunehmen, dass es vor allem die genannten Eigenschaften des Dividing Range und seines küstenseitigen Vorlandes waren und sind, die die Existenz der Telephlebiiden ermöglichten und die Konfiguration ihrer Verbreitungsgebiete bestimmten.

Das „Kernland" ist sowohl Refugium als auch Ausbreitungszentrum. Im Verlaufe von für sie günstigen geographisch-klimatischen Verhältnissen gelangten *Austroaeschna*-Populationen nach SW-Australien und Tasmanien, und als die nördlichen Landstriche der Dividing Range infolge der Kontinentaldrift tropisch wurden (heute sind das die Gegenden nördlich des 20. Breitengrades), konnte sich aus einer mit *Austroaeschna* gemeinsamen Stammart auch ein rein tropisch verbreitetes Telephlebiiden-Monophylum entwickeln: *Dromaeschna* (s. Kap. 4 u. 5). Nach den Darstellungen von CROOK (1981) geriet der Norden Australiens im Verlaufe des Miozäns unter ein tropisches Regime. Vor ca. 10 Mio. Jahren verlief der 20. Paläo-Breitenkreis ungefähr auf der Höhe von Cairns. Im Gefolge von *Dromaeschna* haben nur wenige weitere Taxa eine Nische unter tropischem Klima gebildet: von den *Telephlebia*-Spezies allein *T. tillyardi*, unter den Notoaeschnini nur *Spinaeschna watsoni*, von den beiden *Austrophlebia*-Arten *A. subcos-*

talis und im Falle von *Austroaeschna* lediglich *A. speciosa*. Die Larven einiger weiterer Arten leben in Küstennähe zwar südlich des 20. Breitengrades, doch oft unter dem Dach von Regenwald-Inseln und so de facto ebenfalls unter tropischen Verhältnissen: *Telephlebia tryoni*, *Austroaeschna coolola*, *A. christine* und *A. eungella*. Diese Notierungen mögen illustrieren, dass die Telephlebiiden offensichtlich nicht aus der in Australien relativ jungen tropischen Region in temperate und gemäßigte Klimazonen eingedrungen sind, sondern dass Expansionen mehrfach in umgekehrter Richtung verliefen.

Unser Entwurf eines Stammbaums der Euaeshnida BECHLY, 1996 weicht in einigen wesentlichen Punkten von den von BECHLY (1996, 2001) und VON ELLENRIEDER (2002) publizierten Phylo- rsp. Cladogrammen ab. Die zukünftige systematische Forschung wird sich um die Aufklärung der Widersprüche bemühen müssen. Erfreulich mag die Feststellung sein, dass hinsichtlich der basalen Dichotomien eine weitgehende Übereinstimmung besteht. Die Gomphaeschnidae (allerdings ohne die fossilen Gomphaeschnaoidinae BECHLY et al., 2001) sind das Adelphotaxon der Aeshnodea BECHLY, 1996, die sich ihrerseits in die Schwestergruppen der „aeshnoiden" und „brachytronoiden" „Aeshniden" unterteilen (Aeshnoidea s.nov. und Panbrachytronoda tax.nov.). Diese Adelphotaxa bestätigen im wesentlichen die herkömmliche Zweiheit der Aeshnidae sensu DAVIES & TOBIN, 1985, wenn man davon absieht, dass *Basiaeschna*, *Oplonaeschna*, *Limnetron* (und wohl auch *Racenaeschna*) sowie *Tetracanthagyna* ihre jeweilige Zugehörigkeit zu einer der beiden „Unterfamilien" getauscht haben. Bemerkenswert ist die von uns vorgenommene Aussonderung der Gomphaeschnaoidinae aus den Gomphaeschnidae sensu BECHLY, 1996, die nun nicht mehr bis in die Unterkreide zurückverfolgt werden können, zumal auch die von BECHLY mit bereits fraglicher Gattungszugehörigkeit aufgeführten *Gomphaeschna inferna* und *G. sibirica* wegen des sich nicht im Mspl fortsetzenden Tspl wahrscheinlich auch nicht zu den Gomphaeschnidae gehören dürften. Da aber die Gomphaeschnaoidinae bereits in der Unterkreide existierten, muss es zu jener Zeit zumindest auch schon die Stammart der Gomphaeschnidae und Aeshnodea gegeben haben. Bislang jedoch scheint kein kreidezeitliches Fossil gefunden worden zu sein, das einem dieser Taxa mit Sicherheit angehörte. Eventuell könnten die beiden aus der Unterkreide Ost-Sibiriens bekannt gewordenen *Baissaeschna*-Spezies zu den ältesten Aeshnodea gehören, doch fehlen den fossilen Flügeln die basalen Partien, so dass eine halbwegs zuverlässige Interpretation schwierig ist (BECHLY et al. 2001). Alle hinreichend gut erhaltenen tertiären Aeshnidenfossilien sind in rezent existierende Gattungsgruppen inkorporiert oder stehen diesen nahe (NEL et al. 1994). Da die Fossilüberlieferung der Libellen generell spärlich ist (keine Fossilien aus der Oberkreide, nur wenige aus dem Alt-Tertiär), lässt sich nichts darüber sagen, welche Aeshniden-Taxa das „große Sterben" am Ende der Kreidezeit überlebten.

Unter den im Phylogramm (Abb. 67) aufgeführten terminalen monophyletischen Taxa gibt es relativ wenige, die ausschließlich auf die Südkontinente beschränkte Gattungsgruppen enthalten: einige Gattungen der Aeshnidae (*Castoraeschna*, *Marmaraeschna*, *Neureclipa* und *Andaeschna* in Südamerika, drei weitere Genera im tropischen und südlichen Afrika (PETERS in Vorbereitung) sowie *Adversaeschna* in der Terra Australis (Australien, Neuseeland, Neukaledonien)), einige Gattungen der Gynacanthiden in Südamerika (*Neuraeschna*, *Staurophlebia*, *Subaeschna*), eine Gattung der Brachytronidae (*Dendroaeschna* in Australien) und schließlich drei Gruppen der Telephlebioda (*Limnetron/Racenaeschna* und *Allopetalia* in Südamerika, Telephlebiidae einschließlich *Acanthaeschna* in Australien). Die Gomphaeschnidae, Brachytroninae, Caliaeschninae sowie *Planaeschna* und *Boyeria* sind auf den Gondwana-Kontinenten überhaupt nicht vertreten. Unter den „Aeshnidengattungen" der südlichen Hemisphäre gibt es eine Zweiteilung zwischen solchen, die in der Tropenzone Tief- und Hügelländer besiedeln und solchen, die in der südlich gemäßigten Klimazone leben, nördlich des Wendekreises jedoch allenfalls in stark strukturiertem Gebiet, vornehmlich im höheren Bergland und Gebirge, wie weiter oben am australischen Beispiel *Austroaeschna/Dromaeschna* veranschaulicht. Zu den tiefländischen Tropenbesiedlern gehören alle aufgezählten Gynacanthiden und in Afrika *Afroaeschna*.

Als „gondwanische Elemente" wären mithin die Genera zu bezeichnen, die im südlich-gemäßigten Klimagürtel verbreitet sind und nördlich von ihm, falls überhaupt, fast nur in Bergregionen vorkommen. Diese Zuordnung bedarf jedoch noch einer weiteren Einschränkung. Es gibt Gattungsgruppen wie etwa *Marmaraeschna* und *Neureclipa*, die mit einem transamerikanisch verbreiteten Taxon unmittelbar verwandt sind oder nur dessen Subtaxa darstellen (*Rhionaeschna*, VON ELLENRIEDER 2003). Von ihnen kann also nicht behauptet werden, dass ihr Ursprung „gondwanisch" sei. Wenn man noch jene Genera beiseite lässt, deren nähere Verwandtschaftsbeziehungen ungeklärt sind *(Limnetron, Racenaeschna)*, verbleiben nur wenige echte „gondwanische Elemente": *Castoraeschna* (als einziges Genus der Aeshnidae) und *Allopetalia* (eventuell noch *Limnetron*) in Südamerika, *Adversaeschna* (WATSON 1992) und *Dendroaeschna* (als einzige Brachytronide) sowie die sieben oder acht Gattungen der Telephlebiidae in Australien. Ein Vergleich bietet sich an: die Anzahl der Genera, die für den nördlichen gemäßigten Klima-Gürtel als

autochthon gelten können, ist ähnlich bescheiden: *Aeshna* s.str., *Boyeria*, *Caliaeschna* und als nördliches Pendant zu den Telephlebiidae die Brachytronini mit 4 Gattungen. Alle genannten Taxa nördlich und südlich der Wendekreise bieten mit Ausnahme von *Aeshna* im Norden sowie *Castoraeschna*, *Adversaeschna* und den Telephlebiidae im Süden ein reliktäres Verbreitungsbild. Der Reichtum der Arten und Abstammungsgemeinschaften der Aeshnodea liegt eindeutig im Tropengürtel, wohl nicht zuletzt wegen seiner über viele Jahrmillionen fortdauernden klimatischen Stabilität.

Die hiermit der Kritik der Kollegen anheim gestellte Arbeit ist das Ergebnis einer außergewöhnlichen 9-jährigen Zusammenarbeit zwischen den Autoren in der Absicht, die Naturgeschichte und Systematik der Telephlebiiden zu verstehen. Unsere Kooperation entzündete sich an der Frage: Wer ist *Dendroaeschna* und wo gehört sie hin? Wir glauben, Wesentliches herausgefunden zu haben. Trotzdem, etliche im Text diskutierte Fragen sind offen geblieben (Beispiel *Acanthaeschna*). Wir haben uns bemüht, unsere Antworten auf die selbstgestellten Fragen nicht durch oberflächliche Kommentare als „erledigt“ erscheinen zu lassen. Der Feldzoologe und der Museumssystematiker sind sich in über 100 Briefen und schließlich auf gemeinsamen Exkursionen zu den Telephlebiiden-Habitaten darüber einig geworden, dass es unangebracht ist, den Biologen der nächsten Generation „fertige Resultate“ zu hinterlassen. Wir sind nicht in Sorge darüber, dass unsere Befunde und Schlussfolgerungen durch gegenteilige Auffassungen in Frage gestellt werden könnten. Unsere Befürchtung ist vielmehr: Gelingt es *Acanthaeschna victoria*, wohl einer der seltensten Aeshniden der Erde, den Agressionen der „umwelt“-vernichtenden Ökonomie standzuhalten?

7. Danksagung

Wir sind Frau Natalia von Ellenrieder und Herrn Günter Bechly für anregende Diskussionen herzlich dankbar, auch wenn diese mündlich und brieflich geführten Unterhaltungen schon einige Jahre zurückliegen. Ebenso hoch schätzt der Juniorautor den langjährigen und intensiven Gedankenaustausch mit dem leider viel zu früh verstorbenen Toni (J.A.L.) Watson.

Herrn Peter Schönefeld und Frau Isolde Dorandt (Naturkundemuseum Berlin) gebührt Dank für ihre bereitwillige Hilfe bei Problemen mit unserer Kommunikation via Internet, und Frau Vera Heinrich (daselbst) fertigte dankenswerter Weise die Reinzeichnungen der Phylogramme an. Shane McEvey's (Australian Museum, Sydney) sachliche und sprachliche Hilfe wird dankbar anerkannt.

Für das Überlassen von Fotos sind wir Günther Fleck, Andre Günther, Leonard Müller, Steve Richards und Keith Wilson sehr verbunden.

Zuletzt, aber ganz besonders, danken wir unseren Ehefrauen Adelheid (Peters) und Christine (Theischinger) einerseits für die Ermöglichung unserer gemeinsamen Sammeltour durch Südostaustralien, andererseits für deren so klaglosen und angenehmen Ablauf, und auch dafür, dass beide über längere Zeit je einen zeitweilig sehr schweigsamen Partner mit Fassung ertragen haben.

8. Literatur

ALLBROOK P. & J.A.L. WATSON (1978): The status of the Australian aeshnid genera *Acanthaeschna* SELYS and *Austroaeschna* SELYS (Odonata). — J. Aust. ent. Soc. **17**: 323-327.

AX P. (1984): Das Phylogenetische System. — G. Fischer Verlag, Stuttgart.

BECHLY G. (1996): Morphologische Untersuchungen am Flügelgeäder der rezenten Libellen und deren Stammgruppenvertreter (Insecta; Pterygota; Odonata) unter besonderer Berücksichtigung der Phylogenetischen Systematik und des Grundplanes der *Odonata. — Petalura, Special Vol. **2**: 1-402.

BECHLY G., NEL A., MARTINEZ-DELCOS X., JARZEMBOWSKI E.A., CORAM R., MARTILL D., FLECK G., ESCUILIIE F., WISSHAK M.M. & M. MAISCH (2001): A revision and phylogenetic study of Mesozoic Anisoptera, with descriptions of numerous new taxa (Insecta: Odonata: Anisoptera). — Neue Paläontologische Abhandlungen **4**: 1-219.

BRUNDIN L. (1976): A Neocomian chironomid and Podonominae-Aphroteniinae (Diptera) in the light of phylogenetics and biogeography. — Zool. Scr. **5**: 139-160.

COCKERELL T.D.A. (1913): Two fossil insects from Florissant, Colorado, with a discussion of the venation of the aeshnine dragonflies. — Proc. U.S. natn. Mus. **45**: 577-583.

CROOK K.A.W. (1981): The break-up of the Australian-Antarctic segment of Gondwanaland. — In: KEAST A. (Ed.), Ecological biogeography of Australia, Junk, The Hague Vol. **I**: 1-14.

DAVIES D.A.L. & P. TOBIN (1985): The dragonflies of the world: A systematic list of the extant species of Odonata. Vol. 2. Anisoptera. — Societas Internationalis Odonatologica, Utrecht.

DE MARMELS J. (1993): Los generos venezolanos de la familia Aeshnidae (Insecta: Odonata). — Trabajo de Ascenso, Facultad de Agroomia, Universidad Central de Venezuela, Maracay.

FÖRSTER F. (1908): Über die australischen Aeschniden der Gruppe *Brachytron* KARSCH. — Annls Soc. ent. Belg. **52**: 190-194.

GALLOWAY R.W. & E.M. KEMP (1981): Late Cainozoic environments in Australia. — In: KEAST A. (Ed.), Ecological biogeography of Australia, Junk, The Hague Vol. **I**: 51-80.

HAWKING J., SUHLING F., WILSON K., THEISCHINGER G. & G. REELS (2004). Underwater and epilithic oviposition by Australian Aeshnidae (Odonata). — International Journal of Odonatology **7**: 33-36.

HENNIG W. (1950): Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. — Deutscher Zentralverlag Berlin.

KEMP E.M. (1981): Tertiary palaeogeography and the evolution of Australian climate. — In: KEAST A. (Ed.), Ecological biogeography of Australia, Junk, The Hague Vol. **I**: 31-50.

LIEFTINCK M.A. (1954): Handlist of Malaysian Odonata. A catalogue of the dragonflies of the Malay Peniinsula, Sumatra, Java and Borneo, including the adjacent smaller islands. — Treubia **22** (Suppl.): xiii+202 pp, 1 map.

LOHMANN H. (1996): Das phylogenetische System der Anisopteren (Odonata). — Ent. Z. **106**: 209-296.

MARTIN R. (1901): Les odonates du continent australien. — Mém. Soc. Zool. Fr. **19**: 220-248.

MAYDEN L. (1997): A hierarchie of species concepts: the denouement in the saga of the species problems. — In: CLARIDGE M.F., DAWAH H.A. & M.R. WILSON (Eds), species. The units of biodiversity. The Systematics Ass. Spec. Vol., Series **54**: 381-424.

NEL A., MARTINEZ-DELCLOS X., ESCUILLE F. & P. BRISAC (1994). Les Aeshnidae fossiles: Etat actuel des connaissances (Odonata, Anisoptera). — N. Jb. Geol. Paläont. Abh. **194**: 143-186.

PATERSON H.E.H. (1993): Evolution and The Recognition Concept of species. Collected Writings of H.E.H. Paterson (Ed. S.F. MCEVEY). — John Hopkins Univ. Press, Baltimore/Maryland.

PETERS G. (1998): Der „Point of no return" im Speciationsprozess. — Zool. Abh. Dresden **50**/Suppl. **6**: 69-76.

PETERS G. (in Vorbereitung): The Genera of the Afrotropical „Aeshnini" (Odonata, Anisoptera, Aeshnidae): *Pinheyana* gen.nov. with *P. waterstoni* spec.nov., *Zosteraeschna* gen.nov. and *Afroaeschna* gen.nov. — Entomol. Zeitschr.

SAETHER O.A. (1979): Underlying synapomorphies and anagenetic Analysis. — Zool. Scr. **8**: 305-312.

SUDHAUS W. & K. REHFELD (1992): Einführung in die Phylogenetik und Systematik. — G. Fischer Verlag, Stuttgart.

TEMPLETON A.R. (1989): The meaning of species and speciation: a genetic perspective. — In: OTTE D. & J.A. ENDLER (Eds), Speciation and its consequences. — Sinauer, Sunderland: 3-27.

THEISCHINGER G. (1977): The male of *Antipodophlebia asthenes* (TILLYARD, 1916) (Anisoptera: Aeshnidae). — Odonatologica **6**: 205-209.

THEISCHINGER G. (1978): Libellenstudien in Australien. — Naturk. Jahrb. Stadt Linz **23**: 79-89.

THEISCHINGER G. (1982): A revision of the Australian genera *Austroaeschna* SELYS and *Notoaeschna* TILLYARD (Odonata: Aeshnidae: Brachytroninae). — Aust. J. Zool., Suppl. **87**: 1-67.

THEISCHINGER G. (1985): A revision of the Australian genus *Telephlebia* SELYS (Odonata: Aeshnidae: Brachytroninae). — Aust. J. Zool. **33**: 245-261.

THEISCHINGER G. (1993): Two new species of *Austroaeschna* SELYS from Queensland, Australia (Odonata: Aeshnidae: Brachytroninae). — Linzer biol. Beitr. **25** (2): 805-819.

THEISCHINGER G. (1996): The species of *Austrophlebia* TILLYARD (Insecta: Odonata: Anisoptera: Aeshnidae: Brachytroninae). — Linzer biol. Beitr. **28** (1): 305-314.

THEISCHINGER G. (1999): Regions of taxonomic disjunction in Australian Odonata and other freshwater insects: first addendum, with the description of *Austrocordulia refracta jurzitzai* ssp. nov. (Anisoptera: Corduliidae). — Odonatologica **28**: 377-384.

THEISCHINGER G. (2000): The *Acanthaeschna* story. — Linzer biol. Beitr. **32** (1): 235-240.

THEISCHINGER G. (2001): Regions of taxonomic disjunction in Australian Odonata and other freshwater insects: second addendum, with the description of *Austroaeschna unicornis pinheyi* ssp.nov. (Anisoptera: Aeshnidae). — Odonatologica **30**: 87-96.

THEISCHINGER G. (2002): Preliminary keys for the identification of larvae of the Australian Petaluridae, Archipetaliidae, Austropetaliidae, Telephlebiidae and Aeshnidae (Odonata). — Cooperative Research Centre for Freshwater Ecology, Thurgoona (NSW). Pp. i-iv + 1-101.

TILLYARD R.J. (1907): New Australian species of the family Aeshnidae. — Proc. Linn. Soc. N.S.W. **31**: 722-730.

TILLYARD R.J. (1916): Life-histories and descriptions of Australian Aeschninae; with a description of a new form of *Telephlebia* by Herbert CAMPION. — J. Linn. Soc. (Zool.) **33**: 1-83.

TILLYARD R.J. (1913): On some Australian Anisoptera, with descriptions of new species. — Proc. Linn. Soc. N.S.W. **37**: 572-584.

TYLER M.J., WATSON G.F. & A.A. MARTIN (1981): The Amphibia: diversity and distribution. — In: KEAST A. (Ed.), Ecological biogeography of Australia, Junk, The Hague: Vol. **II**: 1275-1301.

VON ELLENRIEDER N. (2002): A phylogenetic analysis of the extant Aeshnidae (Odonata: Anisoptera). — Systematic Entomology (London) **27**: 1-31.

VON ELLENRIEDER N. (2003): A Synopsis of the Neotropical species of „*Aeshna*" FABRICIUS: the genus *Rhionaeschna* FÖRSTER (Odonata: Aeshnidae). — Tijdschr. v. Entomologie **146**: 67-207.

WÄGELE J.W. (2000): Grundlagen der Phylogentischen Systematik. — Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.

WATSON J.A.L. (1981): Odonata (dragonflies and damselflies). — In: KEAST A. (Ed.), Ecological biogeography of Australia, Junk, The Hague: Vol. **II**: 1141-1167.

WATSON J.A.L. (1992): The affinities of *Aeshna brevistyla* (RAMBUR) (Anisoptera: Aeshnidae). — Odonatologica **21**: 453-471.

WATSON J.A.L. & G. THEISCHINGER (1980): The larva of *Antipodophlebia asthenes* (TILLYARD): a terrestrial dragonfly? (Anisoptera: Aeshnidae). — Odonatologica **9**: 253-258.

WATSON J.A.L. & G. THEISCHINGER (1984): Regions of taxonomic disjunctions in Australian Odonata and other freshwater insects. — Odonatologica **13**: 147-157.

WATSON T., THEISCHINGER G. & H. ABBEY (1991): The Australian Dragonflies. A Guide to the Identification, Distribution and Habitats of Australian Odonata. — CSIRO, Canberra and Melbourne: 1-278.

WILEY E.O. (1978): The evolutionary species concept reconsidered. — Syst. Zool. **27**: 17-26.

Anschriften der Verfasser:

Prof. Dr. Günther PETERS
Museum für Naturkunde Berlin
Invalidenstr. 43
10115 Berlin, Germany
E-Mail: guenther_e_peters@yahoo.de

Günther THEISCHINGER
NSW Department of Environment & Conservation
PO Box 29, Lidcombe NSW 1825, Australia
E-Mail: Gunther.Theischinger@environment.nsw.gov.au



Tafel 1 oben: *Telephlebia cyclops* TILLYARD: ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ lateral; unten: *Telephlebia godeffroyi* SELYS: ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ lateral.

Tafel 2 oben: *Telephlebia brevicauda* TILLYARD: ♂ dorsal, ♂ lateral; unten: *Telephlebia tillyardi* CAMPION: ♀ dorsal, ♂ lateral, ♀ lateral.



Tafel 3 oben: *Telephlebia tryoni* Tillyard: ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ dorsal; unten: *Telephlebia undia* Theischinger: ♂ lateral, ♀ lateral.

Tafel 4 oben: *Telephlebia godeffroyi* Selys: Exuvie dorsal; unten: *Antipodophlebia asthenes* (Tillyard): ♂ lateral, ♀ lateral.



Tafel 5 oben: *Notoaeschna sagittata* (Martin): ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ lateral; unten: *Notoaeschna geminata* Theischinger: ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ lateral.



Tafel 6 oben: *Spinaeschna tripunctata* (Martin): ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ lateral; unten: *Spinaeschna watsoni* Theischinger: ♂ lateral.



Tafel 7 oben links: *Notoaeschna sagittata* (MARTIN): Larve dorsal; oben rechts: *Spinaeschna watsoni* THEISCHINGER: Larve dorsal; unten: *Austrophlebia costalis* (TILLYARD): Exuvie dorsal.

Tafel 8 *Acanthaeschna victoria* MARTIN: oben: ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ lateral; unten: Larve dorsal.



Tafel 9 oben: *Austrophlebia costalis* (TILLYARD): ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ lateral; unten: *Austrophlebia subcostalis* THEISCHINGER: ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ dorsal.



Tafel 10 oben: *Dromaeschna forcipata* (TILLYARD): ♂ dorsal, ♀ lateral, ♀ lateral; unten: *Dromaeschna weiskei* (FÖRSTER): ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ lateral.



Tafel 11 oben: *Austroaeschna pulchra* Tillyard: ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ lateral; unten: *Austroaeschna eungella* Theischinger: ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ lateral.



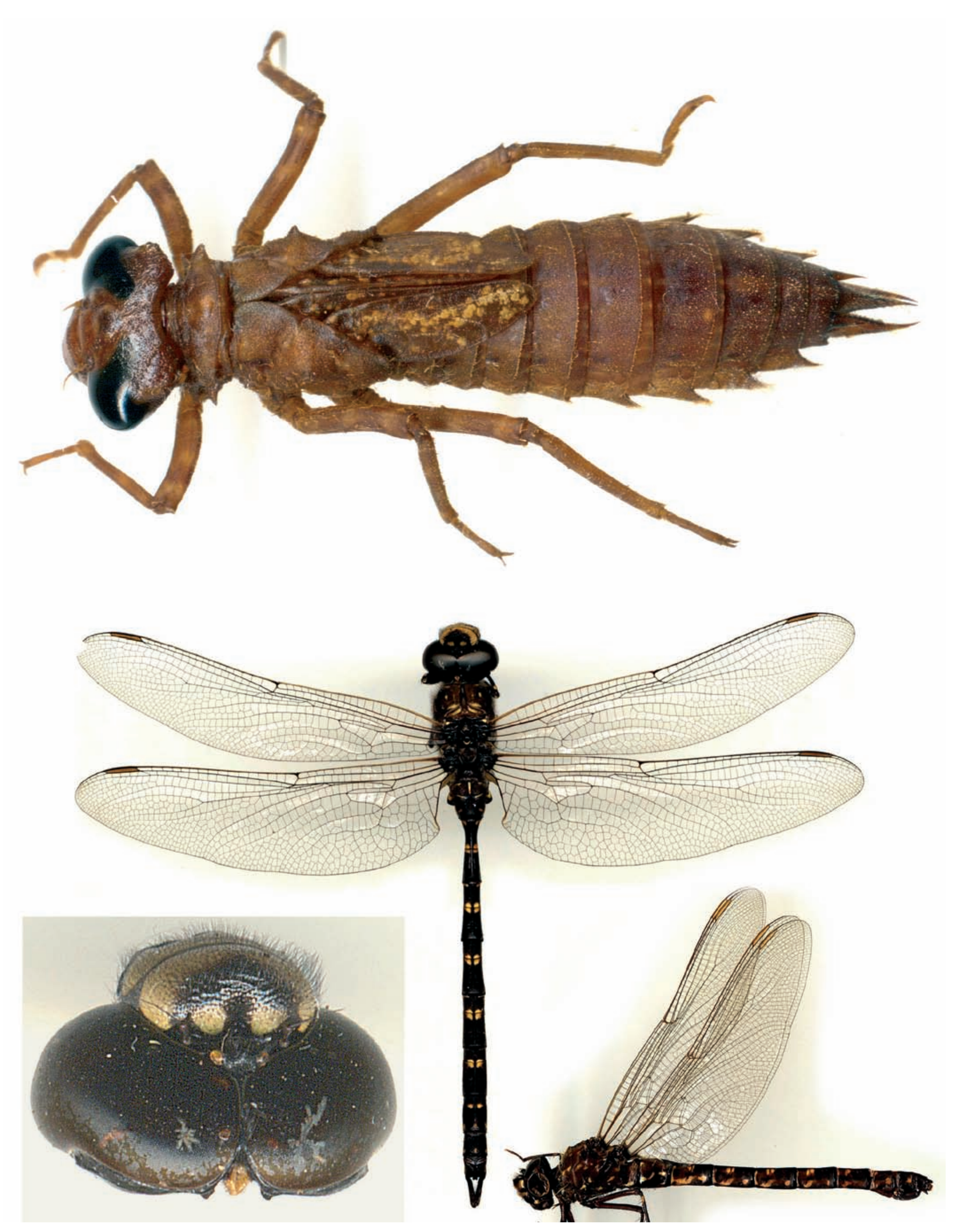
Tafel 12 oben: *Austroaeschna muelleri* Theischinger: ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ lateral; unten: *Austroaeschna inermis* Martin: ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ dorsal.



Tafel 13 oben: *Austroaeschna unicornis* (MARTIN): ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ lateral; unten: *Austroaeschna pinheyi* THEISCHINGER: ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ lateral.



Tafel 14 oben: *Austroaeschna speciosa* Sjöstedt: ♂ dorsal, ♂ lateral, ♂ lateral; unten: *Austroaeschna cooloola* Theischinger: ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ lateral.



Tafel 15 oben: *Austroaeschna unicornis* (MARTIN): Larve dorsal; unten: *Austroaeschna anacantha* TILLYARD, 1908: ♂ dorsal, ♂ (Kopf) dorsal, ♀ lateral.



Tafel 16 oben: *Austroaeschna subapicalis* Theischinger: ♂ dorsal, ♂ lateral, ♂ lateral; unten: *Austroaeschna atrata* Martin: ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ (Kopf) dorsal.

Tafel 17 oben: *Austroaeschna hardyi* TILLYARD: ♂ lateral, ♀ lateral; unten: *Austroaeschna tasmanica* TILLYARD: ♂ lateral.

Tafel 18 oben: *Austroaeschna flavomaculata* TILLYARD: ♂ dorsal, Copula; unten: *Austroaeschna parvistigma* (SELYS): ♀ dorsal, ♂ lateral, ♀ lateral.



Tafel 19 oben: *Austroaeschna multipunctata* (Martin): ♂ dorsal, ♂ lateral, ♂ (Abdominalsegment 5) dorsal; unten: *Austroaeschna obscura* Theischinger: ♂ dorsal, ♂ lateral, ♂ (Abdominalsegment 5) dorsal.



Tafel 20 oben: *Austroaeschna sigma* Theischinger: ♂ dorsal, ♂ lateral, ♂ lateral; unten: *Austroaeschna christine* Theischinger: ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ lateral.

Tafel 21: *Dendroaeschna conspersa* (TILLYARD): oben: ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ lateral; unten: Exuvie, dorsal.